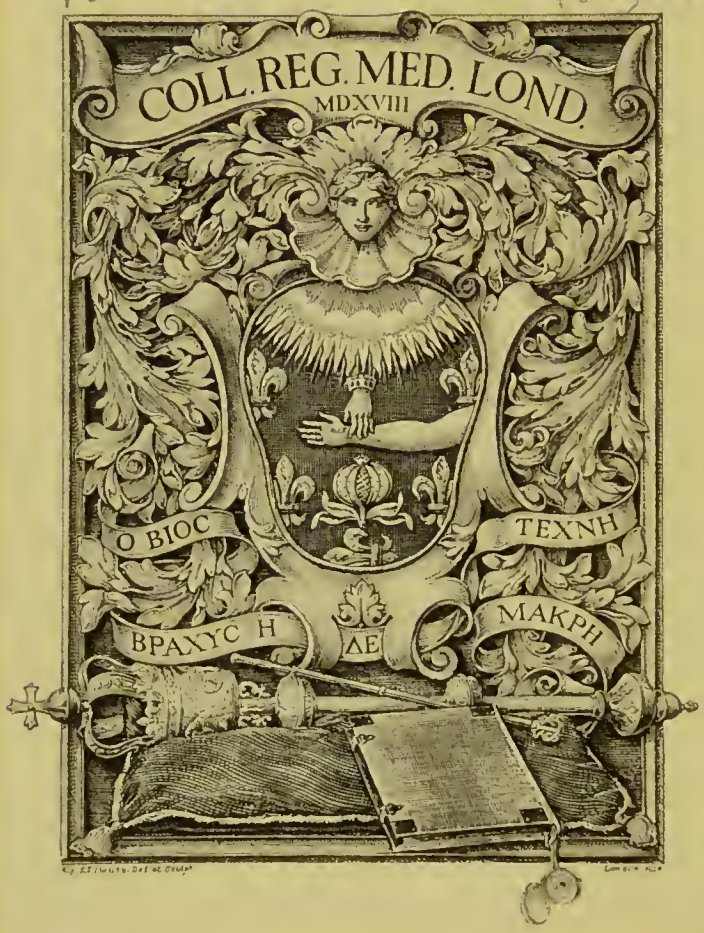
M. VON FREY

PHYSIOLOGIE

ZWEITE AUFLAGE

612(02)"19"

DEPOSITORY



Digitized by the Internet Archive
in 2015

https://archive.org/details/b24756714

Vorlesungen über Physiologie.

Von

Dr. M. von Frey

Professor der Physiologie und Vorstand des physiologischen Instituts an der Universität Würzburg.

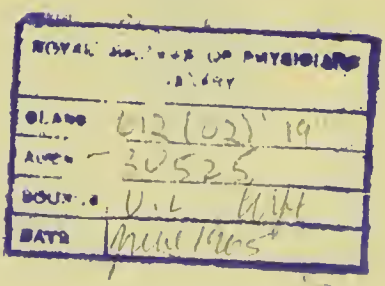
Mit 80 Textfiguren.

Zweite, neubearbeitete Auflage.

Berlin.
Verlag von Julius Springer.
1911.

Alle Rechte, insbesondere das der
Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.

U. of L.
WITHDRAWN



Vorwort zur ersten Auflage.

Das stets wiederkehrende Verlangen meiner Hörer nach einem Buche, das sich dem mündlichen Unterrichte möglichst enge anschließt, hat mich nach langem Sträuben veranlaßt, meine Vorlesungen niederzuschreiben. Es ist das gute Recht eines jeden Lehrers, den zu bewältigenden Stoff in seiner Weise zu ordnen und aufzufassen. Tut er das, so erhält der Vortrag etwas so persönliches, daß es dem Hörer schwer fällt, sich in einer anderen Darstellung zurecht zu finden. Natürlich ist das Geschriebene keine sklavische Wiederholung des Gesprochenen. Die Breite des Vortrags ist kaum erträglich im Druck; anderseits können die Zahlenangaben und Tabellen im Buche ausführlicher sein.

Im ganzen habe ich die Mitte zu halten gesucht zwischen den an Tatsachen überreichen großen Lehrbüchern und den nur ein fleischloses Skelett bietenden Kompendien. Das durch den Buchhandel geförderte Überhandnehmen der sog. Paukbücher scheint mir eine schwere Gefahr für das Studium der Physiologie und der Medizin überhaupt. Das Niveau des Studiums wird durch sie herabgedrückt und statt den Hörer zu fesseln, verleiden sie ihm den Gegenstand. Der Student verträgt mit wenigen Ausnahmen nahrhafte geistige Kost und ist dankbar dafür, wenn man sich an ihn wendet nicht wie an einen Schuljungen, sondern wie an einen Mann von selbständigem Urteil. Diesem Zwecke dienen auch die Zitate, die dem Suchenden ermöglichen sollen, an die Quellen heranzukommen. Dagegen ist Vollständigkeit nicht die Pflicht eines Lehrbuches, weder in der Darstellung noch in den literarischen Nachweisen.

Eine etwa 130 stündige experimentelle Vorlesung über Physiologie ist auf eine Auswahl des Stoffes angewiesen. Die Versuchung hierbei,

auf die eigenen Liebhabereien ungebührlich Rücksicht zu nehmen, ist groß und eine gleichmäßige Behandlung des Stoffes unmöglich. Ich habe aber wenigstens versucht, größere Lücken zu vermeiden und auch solche Kapitel ebenbürtig zu behandeln, in denen ich von der Unzulänglichkeit meines Wissens überzeugt bin. Auch in diesen ist eine lehrreiche Darstellung nicht ausgeschlossen und der Leser erhält wenigstens etwas Einheitliches. Die menschliche Physiologie ist in erster Linie berücksichtigt und so wird es wohl bleiben müssen, solange der physiologische Unterricht ein Teil des medizinischen ist. Schließlich wird man in den Fragen der Nerven- und Sinnesphysiologie des Menschen nicht entraten können. Wenn unter diesen Umständen mancher Hinweis auf Vergleichend-Physiologisches unterbleiben mußte, so scheint mir diese Verziehtleistung weniger schwer, als die noch immer notwendige Beschränkung auf eine Auswahl von Erscheinungen am ausgewachsenen, gewissermaßen stabilen Individuum, während die Vorgänge der Entwicklung, der Altersveränderungen, der Regeneration und Heilung, der individuellen und stammesgeschichtlichen Anpassung seitab liegen blieben müssen. Allerdings beginnt die experimentelle Forschung in erfreulicher Weise sich auch diesen Aufgaben zuzuwenden, im wesentlichen sind hier aber doch noch die Methoden der anatomischen Beschreibung oder der Statistik, wenn nicht gar der philosophischen Deduktion die herrschenden. Eine physiologische Darstellung dieser Gebiete ist daher vorläufig ausgeschlossen.

Bei der Ausarbeitung der Vorlesungen sowie beim Lesen der Korrekturen sind mir die Herren Dr. Gürber und Dr. Overton helfend zur Seite gestanden, wofür ihnen auch an dieser Stelle bestens gedankt sei. Im voraus möchte ich ferner jenen danken, die sich die Mühe nehmen wollen, mich auf Unrichtigkeiten oder empfindliche Lücken aufmerksam zu machen.

Würzburg, im März 1904.

M. von Frey.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Die vorliegende zweite Auflage ist in allen Teilen verbessert, in manchen Abschnitten ganz neu bearbeitet worden; der Umfang des Buches ist unverändert geblieben. Es soll, wie bisher, meinen Hörern helfen den Vorträgen zu folgen, ihnen eine Nachschrift ersparen und im Bedarfsfalle Anleitung geben in den Gegenstand weiter einzudringen. Zu dem Ende sind die Zitate sorgfältig nachgeprüft und vielfach ergänzt worden. Bei der Auswahl der Literatur habe ich die neueren Arbeiten bevorzugt, da es an Hand derselben meist leicht gelingt die ältere Literatur aufzufinden; die historische Darstellung paßt nicht in den Rahmen eines Lehrganges, der sich die Aufgabe stellt, in die Kenntnis der Lebenserscheinungen und ihres innigen gegenseitigen Zusammenhanges einzuführen. Wer sich für die geschichtliche Entwicklung der physiologischen Wissenschaft interessiert, findet wertvolle Auskunft in den während der letzten Jahre erschienenen Sammelwerken, vor allem in dem von W. Nagel herausgegebenen Handbuch der Physiologie sowie in den Ergebnissen der Physiologie von Asher und Spiro. Auf dieselben ist daher häufig verwiesen worden. Die Zahl der Abbildungen ist erheblich vermehrt. Für vielfache Hilfe beim Lesen der Korrekturen bin ich Herrn Privatdozent Dr. Aekermann zu besonderem Danke verpflichtet.

Würzburg, November 1910.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Verzeichnis der bei den Literaturangaben gebrauchten Abkürzungen . . X

Erster Teil. **Der Satz von der Erhaltung der Energie in seiner Anwendung auf die Lebewesen** . . . . . 1—13
Der Satz von der Erhaltung der Energie 2
Messung der ausgegebenen Wärmemengen 3
Ersatz der verlorenen Energie durch die Nahrung 7
Bestimmung der Verbrennungswärmen 9
Energiebilanz für den Menschen 13

Zweiter Teil. **Das Blut** . . . . . 14—41
Frisches, geronnenes, geschlagenes Blut 14
Die Erythrozyten 17
Leukozyten und Thrombozyten 21
Der Blutfarbstoff 23
Derivate des Blutfarbstoffs 27
Bestimmung der Hämoglobinmenge 28
Volum der Blutkörper 29
Zählung der Blutkörper 30
Die Blutflüssigkeit, das Serum 33
Blutplasma und Blutgerinnung 38
Die Blutmenge des Körpers 40

Dritter Teil. **Die Arbeit des Herzens** . . . . . 42—65
Messung des Blutdrucks 44
Messung des Sekundenvolums 47
Die Arbeit des menschlichen Herzens 48
Eigenschaften des Herzmuskels 50
Das Elektrokardiogramm 53
Die Faserzüge des Herzmuskels 55
Die Herzklappen 57
Der Druck im Herzen und in den großen Arterien 58
Herzstoß und Herztöne 62

Vierter Teil. **Die Bewegung des Blutes und der Lymphe** . . . 66—96
Die Reibung des Blutes 67
Konfiguration der Blutbahn 69

Seite
Kreislaufschema 70
Pulsschreibung 74
Sphygmomanometer 76
Volumpulse 77
Geschwindigkeitspulse 78
Die Verteilung des Blutes im Körper 80
Die Herznerven 81
Veränderliche Wegsamkeit der Blutgefäße 83
Die Gefäßnerven. 1. Verengende 85
2. Erweiternde 88
Die Lymphe 91

Fünfter Teil. **Die Atmung** . . . . . 97—127
Löslichkeit der Gase in Wasser 99
Die Gase des Blutes 100
Die Bindung des Sauerstoffs im Blute 104
Die Bindung des Kohlenoxyds im Blute 106
Die Bindung der Kohlensäure im Blute 107
Die Lungenatmung 109
Die innere oder Gewebsatmung 112
Der Respirationsversuch 114
Die Spirometrie 118
Der Druck in der Lunge und in ihrer Umgebung 120
Die Atembewegungen 121
Die Nerven der Atemmuskeln und das Atemzentrum 123

Sechster Teil. **Verdauung** . . . . . 128—157
Das Kauen 129
Die Speichelabsonderung 130
Das diastatische Ferment des Speichels 133
Das Schlucken 135
Die Magenverdauung 137
Die Bewegungen des Magens 141
Die Verdauung im Dünndarm 143
Die Galle 144
Der Bauchspeichel 147
Der Darmsaft 151
Die Verdauung im Dickdarm 153
Die Darmbewegungen 154

Siebenter Teil. **Resorption, Assimilation, innere Sekretion** . 158—168
Aufnahme der Fette 158
Aufnahme der Kohlehydrate 160
Aufnahme der Eiweißkörper 162
Die Assimilation 165
Innere Sekretionen 166

Achter Teil. **Der Harn** . . . . . 169—181
Zusammensetzung des Harns 169
Absonderung des Harns 174
Die Arbeit der Niere 176
Die Entleerung des Harns 179

Seite

Neunter Teil. **Stoffwechsel, Ernährung und Wärmehaushalt** 182—205
Der Stoffwechselversuch 182
Der Stoffwechsel im Hunger 184
Der Stoffwechsel bei Nahrungszufuhr 189
Kostregeln 194
Die anorganischen Nahrungsstoffe 197
Körpertemperatur und Wärmehaushalt 199

Zehnter Teil. **Die Leistungen der Muskeln** . . . . . 206—235
Dehnbarkeit des Muskels 207
Die Muskelzuckung 211
Größte Kraft und größte Arbeitsleistung 217
Unterstützung, Summation und Tetanus 219
Die chemische Zusammensetzung des Muskels 222
Der Stoffwechsel des Muskels 228
Größe des Energieumsatzes 230

Elfter Teil. **Allgemeine Eigenschaften der Nerven** . . . . 236—260
Die Leitung der Erregung 237
Erregende Einwirkungen. I. Chemische Erregung 242
II. Mechanische Erregung 246
III. Elektrische Erregung 247
A. Durch den konstanten Strom . 247
B. Durch Stromstöße 255
Erregung menschlicher Muskeln und Nerven 256
Elektromotorische Erscheinungen an Muskeln und Nerven 257

Zwölfter Teil. **Die Eigenschaften der Nerven in ihrem natürlichen Verband** . . . . . 261—292
Das Rückenmark 261
Die Reflexzeit 264
Charakter der Reflexbewegungen 267
Ausbreitung der Reflexe 271
Das Rautenhirn 275
Zusammenfassende Tätigkeiten des Rauten- und Mittelhirns . . . 278
Das Vorderhirn (Prosenzephalon) 283
Die Rindenfelder der efferenten Nerven 284
Die Rindenfelder der afferenten Nerven 288

Dreizehnter Teil. **Die Leistungen der Sinne, I. Hälfte** . . 293—329
Die Sinnesempfindungen der Haut 295
Temperaturempfindungen 296
Druckempfindungen 301
Bedingungen für die Erregung der Druckpunkte 304
Unterschieds- und Raumschwellen im Gebiete des Tastsinns . . . 305
Schmerzempfindung 309
Die Sinnesfunktionen der Haut und die Form der Nervenenden . . 312
Die Geschmacksempfindungen 314
Die Geruchsempfindungen 318
Die Bewegungs- und Lageempfindungen 322
Die Einordnung des Körpers in den Raum 324

Seite

Vierzehnter Teil. **Die Leistungen der Sinne, II. Hälfte** . . 330—376
Die Gehörs- oder Schallempfindungen 330
Übertragung der Schallschwingungen auf das Ohr 333
Die Resonatoren des inneren Ohres 337
Stimme und Sprache 341
Die Gesichtsempfindungen 344
Die Abbildung durch Linsen 344
Der dioptrische Apparat des Auges 350
Die Akkommodation 353
Die Refraktionsanomalien 355
Der Augenspiegel 356
Die Erregungsvorgänge 357
Objektiv nachweisbare Erregungserscheinungen 358
Die subjektiven Zeichen der Erregung 362
Die Farbenempfindungen 363
Umstimmungen des Sehorgans 366
Die Lokalisation der Gesichtsreize 368
Die Augenmuskeln 372
Einfachsehen und Doppeltsehen 374

Namen- und Sachregister 377

Verzeichnis der bei den Literaturangaben gebrauchten Abkürzungen.

Die Bandzahlen sind fett gedruckt.

A. A. = Anatomischer Anzeiger.
A. de P. = Archives de Physiologie normale et pathologique.
A. d. Heilk. = Archiv der Heilkunde von E. Wagner.
A. d. P. u. C. = Annalen der Physik und Chemie.
A. di Fis. = Archivio di Fisologia.
A. e. P. = Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie.
A. f. A. = Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte.
A. f. A. u. P. = Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin von Joh. Müller, Reichert und du Bois-Reymond.
A. f. Entw. = Archiv für Entwicklungsmechanik.
A. f. Hyg. = Archiv für Hygiene.
A. f. klin. Chir. = Archiv für klinische Chirurgie.
A. f. klin. Med. = Deutsches Archiv für klinische Medizin.
A. f. Ophth. = Archiv für Ophthalmologie.
A. f. P. = Archiv für Physiologie.
A. g. P. = Archiv für die gesamte Physiologie von Pflüger.
A. int. de P. = Archives internationales de physiologie.
A. ital. d. B. = Archives italiennes de Biologie.
A. m. A. = A. f. m. A. = Archiv für mikroskopische Anatomie.
Acad. des Sc. = Comptes rendus de l'académie des Sciences, Paris.
Am. J. of med. Sc. = American Journal of medical Sciences.
Am. J. of P. = American Journal of Physiology.
Am. J. of Ps. = American Journal of Psychology.
Ann. d. C. = Annalen der Chemie von Liebig.
A. p. A. = A. f. p. A. = Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie von Virchow.
B. D. C. G. = Berichte der Deutschen Chemischen Gesellschaft.
Beitr. z. A. u. P. = Eckhards Beiträge zur Anatomie und Physiologie.
Berl. Ber. = Sitzungsberichte der Berliner Akademie.
Berl. klin. W. = Berliner klinische Wochenschrift.
Berl. med. W. = Deutsche medizinische Wochenschrift, Berlin.
Bibl. zool. = Bibliotheca zoologica, Stuttgart.

Biol. Zb. = Biologisches Zentralblatt, Leipzig.
Brain = Brain, a Journal of Neurology, London.
Bull. acad. Belg. = Bulletin de l'Académie Royale de médecine de Belgique.
Bull. Mus. Comp. Zool. = Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy.
B. z. ch. P. u. P. = Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie von Hofmeister.
Bch. Z. = Biochemische Zeitschrift, Berlin.
C. f. P. = Zentralblatt für Physiologie.
C. R. = Comptes rendus de l'Académie des sciences.
C. R. Soc. de Biol. = Comptes rendus de la Société de Biologie, Paris.
D. A. f. kl. Med. = Deutsches Archiv für klinische Medizin, Leipzig.
Diss. = Dissertation.
D. med. W. = Deutsche medizinische Wochenschrift, Berlin,
D. Z. f. Nervenheilk. = Deutsche Zeitschrift für Nervenheilkunde.
E. d. P. = Ergebnisse der Physiologie.
Fol. hämatol. = Folia hämatologica, Leipzig.
Ges. Abh. = Gesammelte Abhandlungen.
H. d. P. oder Handb. = Handbuch der Physiologie,
1844, von Johannes Müller,
1879—83, herausgegeben von L. Hermann.
1905—1909, „ „ W. Nagel.
J. de Phys. et de Path. = Journal de Physiologie et de Pathologie générale.
J. de la P. = Journal de la Physiologie de l'homme et des animaux.
J. b. f. T. = Jahresbericht für Tierchemie.
J. of A. a. P. = Journal of Anatomy and Physiology.
J. of Biol. Chem. = The Journal of Biological Chemistry.
J. of exp. Med. = The Journal of experimental Medicine, Lancaster.
J. of Morph. = The Journal of Morphology.
J. of P. = Journal of Physiology.
Leipz. Abh. / Leipz. Ber. = Abhandlungen bezw. Berichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig.
Leipz. Arb. = Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig, mitgeteilt von C. Ludwig.
Mitt. a. d. Grenzgeb. = Mitteilungen aus den Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie.
Münch. Sitzgsber. = Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften, München.
Nord. med. Ark. = Nordisches medizinisches Archiv, Stockholm.
Onderzoek. Leiden = Onderzoekingen gedaan in het Physiologisch Laboratorium Leiden.
Onderzoek. Utrecht = Onderzoekingen gedaan in het Physiologisch Laboratorium Utrecht.
Ph. O. = Physiologische Optik von Helmholtz, 2. Aufl.
Phil. Stud. = Philosophische Studien von Wundt.
Phil. Trans. / Proc. R. S. = Philosophical Transactions and Proceedings of the Roya Society, London.
Psych. Stud. = Psychologische Studien, herausgegeben von W. Wundt.

Rev. méd. de la S. R. = Revue médicale de la Suisse Romande.
Sk. A. = Skandinavisches Archiv für Physiologie.
Texb. of P. = Textbook of Physiology, London 1898—1900, ed. by E. A. Schäfer.
Wien. Ber. = Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften, Wien.
Würzb. Ber. } = Sitzungsberichte und Verhandlungen der physikalisch-medi-
Würzb. Verh. } zinischen Gesellschaft, Würzburg.
Zb. f. d. med. Wiss. = Zentralblatt für die medizinischen Wissenschaften.
Zb. f. P. = Zentralblatt für Physiologie, Wien.
Z. f. allg. P. = Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Jena.
Z. f. B. = Zeitschrift für Biologie.
Z. f. Chir. = Zeitschrift für Chirurgie.
Z. f. klin. Med. = Zeitschrift für klinische Medizin.
Z. f. Ps. = Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane.
Z. f. rat. Med. = Zeitschrift für rationelle Medizin.
Z. f. wiss. Zool. = Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.
Z. phk. C. = Zeitschrift für physikalische Chemie.
Z. phl. C. = Zeitschrift für physiologische Chemie.

Erster Teil.

Der Satz von der Erhaltung der Energie in seiner Anwendung auf die Lebewesen.

Die Aufgabe der Wissenschaft besteht in der Gewinnung von zuverlässigen Beobachtungen, sog. Tatsachen; sie besteht aber ebenso in der Verknüpfung und Verallgemeinerung derselben. Nur auf diesem Wege ist eine Ordnung der Tatsachen möglich sowie die Voraussagung neuer Erscheinungen. Je inniger die Beziehungen einer Wissenschaft zum praktischen Leben sind, desto größer ist das Bedürfnis nach Verallgemeinerungen oder Theorien. In der Medizin hat es daher nie an solchen gefehlt; sie waren freilich z. T. von der Art, daß Molière seinen Spott über sie ausgießen konnte. Die moderne Medizin verlangt von der Physiologie eine Wegweisung für ihr Handeln. Die Physiologie fordert ihrerseits, daß die Theorien der Lebenserscheinungen nicht nur den Kreis dieser Erscheinungen umfassen, sondern auch mit denen übereinstimmen sollen, die in der unbelebten Natur als gültig erkannt sind. Der Arzt soll doch mit äußeren Mitteln auf die Lebensvorgänge einwirken und sie nach seinem Willen lenken.

Man kann wohl fragen, ob es wahrscheinlich, ja ob es denkbar ist, daß die Lebenserscheinungen denselben Gesetzen gehorchen wie die Vorgänge in der unbelebten Natur. Die seelischen Vorgänge sind von anderer Art als die körperlichen, schon aus dem Grunde, weil sie nicht objektiv, d. h. von jedermann unmittelbar zu beobachten sind. Es läßt sich indes nicht bezweifeln, und dies wird weiter unten noch näher auszuführen sein, daß alle Vorgänge des Bewußtseins einhergehen mit materiellen Prozessen im Gehirn, die gewissermaßen deren körperliche Repräsentation darstellen.

Für die körperlichen Vorgänge hat sich in den Kreisen der wissenschaftlichen Forschung die Überzeugung immer fester gestaltet, daß sie grundsätzlich von derselben Art sind, wie die Vorgänge in der unbelebten Natur, womit nicht gesagt ist, daß die von Chemie und Physik bis jetzt erkannten Wirkungen schon ausreichen das Leben verständlich zu machen. Die Überzeugung gründet sich auf eine außerordentlich große Zahl von Erfahrungen, von denen hier nur einige erwähnt werden können: Die Möglichkeit Stoffe künstlich zu erzeugen, die im pflanzlichen oder tierischen Organismus gebildet werden, wie der Harnstoff, die Zuckerarten und zahlreiche andere organische Verbindungen. Die Beobachtung, daß die Kohlensäurebildung in Pflanzen und Tieren, die Gärung und Sprossung von Hefen, die Zellteilung befruchteter Eier, die Frequenz des Herzschlages, die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in den Nerven dieselbe Abhängigkeit von der Temperatur zeigen, wie allgemein die Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Prozesse.

Noch umfassender und quantitativ schärfer nachweisbar ist die für die Lebensprozesse maßgebende Gültigkeit der beiden Verallgemeinerungen, die als Satz von der Erhaltung der Masse und von der Erhaltung der Energie bekannt sind.

Der Satz von der Erhaltung der Masse besagt, daß es keine Veränderung der Materie gibt, bei der sie neu erzeugt oder aber vernichtet würde. Auf den lebenden Körper angewendet heißt dies, daß ein wachsender Organismus seine neu gebildete Körpermasse nicht selbst erzeugt, sondern sie aus der Umgebung aufnimmt und seinem Gefüge eingliedert. Und das Umgekehrte gilt von der Massenabnahme in Hunger und Krankheit. Daß sich der Beweis hiefür streng führen läßt, kann mit Vorteil erst besprochen werden, wenn die chemische Zusammensetzung des Körpers eingehender erörtert ist. Es sei in dieser Beziehung besonders auf den Abschnitt über den Stoffwechsel verwiesen.

Der Satz von der Erhaltung der Energie behauptet in analoger Weise die Unersetzbarkeit und Unzerstörbarkeit der vorhandenen Energie; sie kann nur aus einer Form in die äquivalente Menge einer anderen Form übergeführt werden. Bei Anwendung dieses Satzes auf den lebenden Organismus wird diesem somit die Fähigkeit abgesprochen die Energie, die er nach außen abgibt, in sich zu erzeugen; er muß dieselbe irgend woher wieder zu gewinnen suchen, wenn er nicht an Arbeitsfähigkeit einbüßen soll. Die Gültigkeit des Satzes wird also bewiesen sein, wenn sich zeigen läßt, daß bei konstantem Energiegehalt des Organismus die abgegebenen und die aufgenommenen Energiemengen gleich groß sind.

Die vom Tiere in der Versuchszeit ausgegebene Energiemenge läßt sich am Warmblüter am leichtesten messen bei völliger Körperruhe. Als Maßeinheit dient die Kalorie, d. h. die Wärmemenge, die

nötig ist die Masseneinheit Wasser um einen Grad der hundertteiligen Temperaturskala zu erwärmen. Man benützt die Kilogrammkalorie (kg-kal) oder die 1000 mal kleinere Gramm-Kalorie (g-kal). Der mechanische Arbeitswert derselben ist 427 met-kg bezw. 42700 cm-g.

Die Ausgabe der Wärme findet stets auf dreierlei Weise statt: durch Strahlung, durch Leitung und durch Wasserverdunstung. Das Wärmemessungsverfahren, die Kalorimetrie, muß imstande sein, die auf jedem der drei Wege verlorenen Wärmemengen vollständig zu messen.

Zur Messung der ausgestrahlten Wärme wird das zu untersuchende Tier oder irgend eine andere Wärmequelle in einen doppelwandigen Behälter aus Metall, das Kalorimeter (Fig. 1), gebracht. Zwischen den beiden Wänden des Kalorimeters befindet sich Luft. Sobald

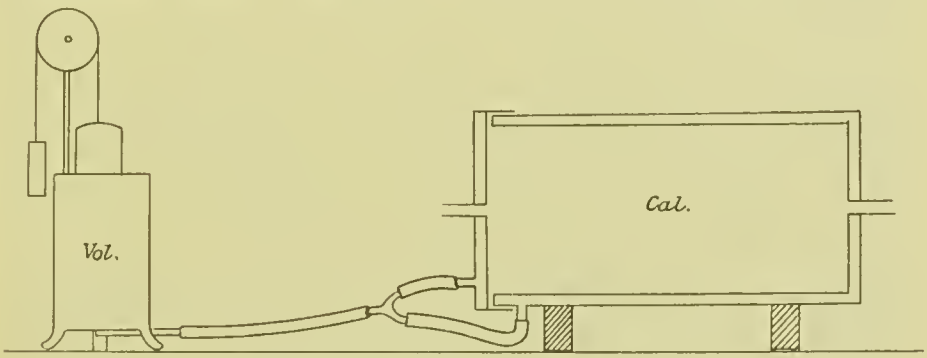


Fig. 1. Rubners Kalorimeter, schematisch.

das Tier eingebracht ist, fängt das Kalorimeter an sich zu erwärmen und mit ihm die im Mantelraum eingeschlossene Luft. Indem aber die Temperatur des Kalorimeters über die der Umgebung steigt, beginnt es selbst wieder durch Strahlung (und Leitung) Wärme an die Umgebung zu verlieren. Schließlich wird ein Gleichgewichtszustand erreicht, dadurch gekennzeichnet, daß das Kalorimeter in der Zeiteinheit gleichviel Wärme von der Wärmequelle erhält, wie es nach außen abgibt, wobei es eine konstante Temperatur annimmt. Die Höhe dieser Temperatur wird bei gegebener Außentemperatur abhängen von der Größe der Wärmezufuhr, so daß sie als Maß für letztere dienen kann. Statt die Temperatur der im Mantelraum des Kalorimeters eingeschlossenen Luft direkt zu messen, bestimmt man als Funktion derselben ihre Ausdehnung. Hierzu wird der Luftmantel des Kalorimeters, der sonst überallhin abgeschlossen ist, durch einen Schlauch mit dem Volumschreiber *Vol* verbunden, also gewissermaßen in ein Luftthermometer verwandelt. Soll die Temperatur bezw. das Volumen des Luftmantels als Maß für die hindurchgehenden

Wärmemengen dienen, so muß man das Kalorimeter eichen, d. h. man muß bestimmen, welche Wärmemenge man in der Zeiteinheit zuzuführen hat, um eine gewisse Stellung des Volumschreibers zu erhalten. Dies kann etwa so geschehen, daß man eine kleine Glühlampe in das Kalorimeter einführt, die in Volt gemessene Spannung mit der Stromstärke in Ampere multipliziert und die in Watt sich ergebende sekundliche Stromleistung durch Multiplikation mit dem Faktor 0,239 in g-kal./Sek. überführt. Auf diesem Wege ist für das vorliegende Kalorimeter bestimmt worden, daß bei einer äußeren Temperatur von 18° ein Ausschlag des Volumschreibers von 1° einer stündlichen Abgabe von 460 g-Kal. entspricht. Bei längerdauernden Versuchen ist zu berücksichtigen, daß das Volum des Luftmantels durch Änderung des Luftdruckes sehr erheblich beeinflußt wird. Die Ablesungen bedürfen daher einer Korrektur, auf deren Ausführung aber hier nicht näher eingegangen werden kann.

Das in dem Kalorimeter eingeschlossene Tier verliert nicht nur Wärme durch Strahlung, sondern auch durch Leitung an die umgebende Luft und an die Unterlage, auf der es ruht. Um eine unmittelbare Übertragung auf die Wand des Kalorimeters zu verhüten, wird die Unterlage des Tieres thermisch möglichst isoliert. Wärmeleitung an die Luft läßt sich dagegen nicht vermeiden und muß berücksichtigt werden. Lüftet man nämlich den Binnenraum des Kalorimeters, wie es für ein atmendes Tier nötig ist, so strömt kalte Luft ein und warme aus; die Temperaturerhöhung der durchströmenden Luft ist das zweite Glied in der zu messenden Energiesumme. Seine Größe wird gefunden, wenn man die Masse (nicht das Volum) der in der Zeiteinheit durchströmenden Luft multipliziert mit der Temperaturdifferenz zwischen einströmender und ausströmender Luft und mit der spezifischen Wärme der Luft für konstanten Druck.

Endlich verliert das Tier auch noch Wärme, indem es Wasser aus seinem Körper verdampft. Bei guter Ventilation wird dieses Wasser nicht an der Wand des Kalorimeters kondensiert, sondern entweicht mit der Ventilationsluft und kann aufgefangen und gewogen werden, indem man die aus dem Apparate kommende Luft durch Schwefelsäure streichen läßt. Jedes Gramm dieses Wassers entspricht einer Wärmemenge von 620 g-Kal. Dies das dritte Glied der Arbeitssumme.

Der einstündige Versuch gibt nun folgende Werte:

Gewicht des Tieres	2,55 kg
Ausschlag des Volumschreibers . .	12 Teile
Ventilationsluft	189 Liter = 0,25 kg
Temperaturerhöhung derselben . .	4°
Zimmertemperatur	18°
Barometerdruck	739 mm Hg
Verdunstungswasser	2,5 g

Daraus folgt:

1. Wärmeverlust an das Kalorimeter
   12 Teile × 0,46 kg-Kal./Teil und Stunde = 5,5 kg Kal./Std.
2. Wärmeverlust an die Ventilationsluft
   $0{,}25 \text{ kg/Stunde} \times 4^0 \times 0{,}24 \frac{\text{kg-Kal}}{\text{kg}}$ = 0,2 „
3. Wärmeverlust durch Verdunstung
   $2{,}5 \text{ g/Stunde} \times 0{,}62 . \frac{\text{kg-Kal}}{\text{g}}$ = 1,6 „

Summe = 7,3 kg Kal./Std.

Der Versuch zeigt, daß der durch Erwärmung der Ventilationsluft entstehende Energieverlust gering ist; dagegen stellt die durch Verdunstung entzogene Wärmemenge einen recht anschnlichen Bruchteil, fast $^1/_4$ der Summe, dar.

Zum Zwecke der weiteren Diskussion des Versuchsergebnisses wird man sich zunächst von der zufälligen Größe des Tieres unabhängig machen, indem man die Kaloriensumme durch das Körpergewicht dividiert. Man erhält $\frac{7{,}3 \text{ Kal}}{2{,}55 \text{ kg}} = 2{,}86$ Kal. pro kg und Stunde.

Zum Vergleiche mit dieser Zahl mögen die Werte dienen, die sich aus Versuchen von Rubner berechnen lassen. Sie geben für 2 Kaninchen am 3.—5. bezw. 3.—8. Hungertag im Mittel 2,2 bis 2,4 kg-Kal. pro kg und Stunde. Der oben gefundene höhere Wert ist verständlich, da es sich um ein Tier handelt, das sich in voller Verdauung befindet.

Am meisten interessiert der Vergleich mit dem Menschen. Versuche über die Wärmeausgabe des gesunden Menschen sind unter verschiedenen Verhältnissen der Ernährung und der körperlichen Betätigung in dem Ernährungslaboratorium in Boston (früher in Middletown, Conn.) in großer Zahl ausgeführt worden; Atwater (1904, E. d. P. 3, I, 497) und Benedict (Veröffentlichungen der Carnegie-Institution, Washington) haben darüber berichtet. Die Versuche haben in gut übereinstimmender Weise für den ruhenden und fastenden Menschen eine stündliche Wärmelieferung von 1,23 bis 1,28, für den ruhenden und zureichend ernährten Menschen 1,30 bis 1,37 kg-Kal. pro kg und Stunde ergeben.

Rubner hat zuerst darauf hingewiesen, daß der Warmblüter auf die Einheit der Körpermasse umso weniger Wärme ausgibt, je größer er ist. Sehr überzeugend tritt dies zutage in der folgenden Tabelle, die sich auf Hunde verschiedenen Gewichts bezieht (Rubner 1887, Biologische Gesetze, Marburg; 1883 Z. f. B. 19, 535).

Gewicht in Kilo	Kal. pro kg und Stunde	Kal. pro 1 m² Oberfläche in 24 Stunden
31,2	1,48	1036
24,0	1,70	1112
19,8	1,91	1207
18,2	1,92	1097
9,6	2,71	1183
6,5	2,75	1153
3,2	3,67	1212

Die Zahlen des zweiten Stabes (Kalorien pro kg und Stunde) nehmen mit sinkendem Körpergewicht fortwährend zu.

Das Ergebnis ist verständlich, wenn man sich erinnert, daß in dem oben ausgeführten Versuch die Ausstrahlung an das Kalorimeter den Hauptteil des Wärmeverlustes ausmachte. Die Strahlung ist der Oberfläche proportional und kleine Tiere haben für die Einheit ihrer Masse eine größere Oberfläche. An Körpern einfacher Form ist diese Eigentümlichkeit leicht nachzuweisen. So hat ein Würfel von 1 l Rauminhalt und 1000 g Masse eine Oberfläche von 600 cm^2 oder 0,6 cm^2 pro g Masse; dagegen ein Würfel von 1 cm^3 Rauminhalt und 1 g Masse die Oberfläche von 6 cm^2 oder 6 cm^2 pro g Masse. Der Würfel von $\frac{1}{10}$ Seitenlänge des großen hat demnach auf die Masseneinheit eine 10 fach größere Oberfläche. Was hier von geometrisch einfachen Körpern gilt, ist auch für ähnliche Tiergestalten zutreffend.

Der Einfluß der Oberfläche ergibt sich deutlich, wenn die Wärmeausgabe nicht auf die Einheit der Masse, sondern auf die Einheit der Oberfläche bezogen wird. Dies ist in dem letzten Stab der obigen Tabelle geschehen mit dem Erfolge, daß die so gewonnenen Zahlen nur noch Unterschiede bis zu 17 Prozent aufweisen, während das Gewicht des kleinsten Tieres sich zu dem des größten wie 1 : 10 verhält. Daraus ist zu schließen, daß in der Tat die Oberflächenentwickelung von der einschneidensten Bedeutung ist für die Größe der Wärmeausgabe.

Die Natur des Warmblüters bringt es also mit sich, daß er beständig Energie verliert durch Erwärmung seiner Umgebung. Die Größe dieses Verlustes ändert sich mit der äußeren Temperatur, ohne jemals Null oder gar negativ zu werden. Auch wenn die äußere Temperatur auf die des Organismus steigt, wird noch Wärme abgegeben, in diesem Falle allerdings nicht durch Strahlung und Leitung, sondern durch Wasserverdunstung. Wird diese durch Sättigung der Luft ausgeschlossen, so ist das Leben nicht möglich.

Der Verlust ist ein sehr bedeutender, er übertrifft alle anderen Energieausgaben des Körpers. Für den erwachsenen Menschen stellt er sich für die Person und den Tag unter gewöhnlichen Umständen im

fastenden Zustand auf 1900 kg-Kal. und auf 2200—2300 im ausreichend ernährten und ruhenden Zustand. Die Zahlen sind Mittel aus den Versuchen von Benedict (s. o.). Die äquivalenten mechanischen Energiemengen sind 850 000 bis 10^6 met-kg.

Die verschwenderische Ausgabe von Energie, die den Haushalt des Warmblüters auszeichnet, drängt zu der Frage, woher er dieselbe schöpft. Ist der Satz von der Erhaltung der Energie für ihn gültig, so muß entweder der Körper zusehends von seinem Energievorrat einbüßen, oder es muß eine Quelle nachweisbar sein, aus der ein Ersatz möglich ist.

Diesen Ersatz liefert die Nahrung. Wird die Zufuhr derselben unterbrochen, so verändert der Körper in der Tat seinen Zustand, er magert ab, er kommt von Kräften. Durch die Nahrung können diese Veränderungen hintangehalten werden: Es treten die Zustandsänderungen der Nahrung an Stelle der Zustandsänderung des (hungernden) Körpers. Für die Aufgabe die aus den Zustandsänderungen fließenden Energiemengen nachzuweisen, ist der zweite Fall das übersichtlichere Problem. Läßt sich die Ernährung so leiten, daß der Körper nach Masse und Energiegehalt konstant bleibt, so müssen die energetischen Leistungen während der Versuchszeit aus der Änderung der Nahrungsbestandteile ableitbar sein.

Die soeben der Ernährung gestellte Aufgabe ist in der Tat durchführbar, d. h. sie läßt sich so einrichten, daß die in den Körper eingehenden elementaren Stoffe den herauskommenden der Menge nach vollständig gleich sind. Es wird genügen für eines der Elemente der Nahrung diesen Beweis zu führen und ich wähle als Beispiel die Untersuchungen von M. Gruber (1880, Z. f. B. **16**, 367). Er fütterte einen Hund durch 17 Tage gleichmäßig mit 600 g Fleisch täglich und bestimmte die gesamte N-Einfuhr zu 368,53 g, die Ausfuhr zu 368,28 g. Die Differenz ist weniger als 0,1 %. Ebenso wie für den Stickstoff läßt sich auch für den Kohlenstoff, für Wasserstoff und Sauerstoff Gleichgewicht zwischen Einfuhr und Ausfuhr herstellen und damit das Ziel erreichen, den Körper seiner Masse und, (wie noch näher zu begründen sein wird, auch) seinem Energiegehalte nach für die Versuchsdauer unverändert zu erhalten.

Es bleibt zu untersuchen, welche Zustandsänderung die den Körper durchsetzende Nahrung erleidet. Die Nahrung besteht im wesentlichen aus Sauerstoff, der aus der Luft aufgenommen wird, und aus gewissen zubereiteten Marktprodukten pflanzlicher und tierischer Herkunft. Diese stellen sich dar als wasserreiche Gemenge einer Anzahl chemischer Substanzen, die als Nahrungsstoffe bezeichnet werden und in 3 Gruppen zerfallen. Den Hauptbestandteil der (wasserfreien) menschlichen Nahrungsmittel bilden die Kohlehydrate, so genannt, weil sie nur aus

Kohlenstoff und den Elementen des Wassers bestehen; d. h. sie enthalten Wasserstoff und Sauerstoff in dem Mengenverhältnis, in dem sich die beiden Elemente im Wasser finden. Die Mengenverhältnisse aller 3 Elemente sind rund C 40 %, H 7 %, O 53 %. Ihre Zusammengehörigkeit ist außer durch die gleiche Zusammensetzung durch die Ähnlichkeit ihrer chemischen Konstitution und der physikalischen und chemischen Eigenschaften sichergestellt.

Werden Kohlehydrate in nicht zu großer Menge in richtiger Form und Verteilung in den Darm eingeführt, so können sie vollständig ins Blut aufgenommen werden. Die Niere läßt sie in der Regel nicht durchtreten. Es bleibt als einziger Ausscheidungsweg die Lunge, in der sie als Kohlensäure und Wasserdampf zutage treten. Es liegt hier eine Umwandlung vor, die als Oxydation oder Verbrennung bezeichnet wird, und zwar eine vollständige. Die künstliche Oxydation dieser Stoffe außerhalb des lebenden Körpers liefert genau die gleichen Produkte.

Ähnlich wie mit den Kohlehydraten verhält es sich mit den Fetten. Sie bilden eine der Menge nach nicht so vorwiegende, dennoch aber höchst wichtige, wohlcharakterisierte Gruppe von Nahrungsbestandteilen. Auch sie bestehen nur aus den Elementen C, H und O, aber in dem Mengenverhältnis von rund C 77 %, H 12 %, O 11 %. Sie sind also kohlenstoffreich und sauerstoffarm. In den Darm eingeführt können sie bei passender Darreichung vollständig in den Körper aufgenommen und dort oxydiert werden, wobei wieder Kohlensäure und Wasser gebildet und durch die Lunge ausgeschieden wird.

Die dritte Gruppe der Nahrungsbestandteile bilden die Eiweißkörper. Sie enthalten außer C, H, und O noch N (und fast immer auch S) als regelmäßigen Bestandteil ihres Moleküls. Im Mittel stellen sich die Mengenverhältnisse zu C 53 % H 7 %, N 16,%, O 23 %, S 1 %. In bezug auf den Sauerstoffgehalt stehen sie in der Mitte zwischen den Fetten und Kohlehydraten. Da sie erst nach tiefgreifender Spaltung aus dem Darm in die Säfte übertreten können, ist ihre Ausnutzung in der Regel keine ganz vollständige. Aber selbst wenn dies der Fall ist, ist doch zu berücksichtigen, daß die Schleimhaut des Darmes stets stickstoffhaltige Stoffe abstößt, die in den Kot gelangen und als Verlust an nicht oxydierter stickstoffhaltiger Substanz gebucht werden müssen. Man pflegt sie unverdautem Eiweiß gleich zu setzen. Auch fettartige, aus der Darmschleimhaut stammende Substanzen, finden sich stets im Kot und müssen von dem aufgenommenen Fett als nicht verdauter Teil in Abzug gebracht werden.

Eine wichtige Eigenschaft der Eiweißkörper ist, daß sie von dem lebenden Organismus nicht so vollständig mit Sauerstoff verbunden werden können, wie es bei der künstlichen Oxydation möglich ist. Der Stickstoff wird nicht als Gas, auch nicht in Form eines seiner

Oxyde, sondern in Verbindung mit Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, hauptsächlich als Harnstoff durch die Niere ausgeschieden.

Faßt man zusammen so ergibt sich folgendes: Die Umwandlung der Nahrung im lebenden Körper verläuft im wesentlichen als Oxydation. Verbrennt man ein gegebenes Quantum derselben Nahrung auf experimentellem Wege und bestimmt die dabei frei werdende Energie, so läßt sich daraus jene berechnen, die der lebende Körper im günstigsten Falle aus seiner Nahrung gewinnen kann. In Abzug zu bringen sind davon die in Harn und Kot nicht oder unvollständig oxydiert ausgeschiedenen Substanzen.

In nicht genauer, aber sehr übersichtlicher Weise läßt sich die Bestimmung einer Verbrennungswärme durchführen, wenn man in einem zylindrischen Gefäß aus Kupfer- oder Zinkblech einen Liter Wasser durch eine unterhalb entzündete Kerze erwärmt und einerseits die Temperaturzunahme des Wassers, andererseits die Massenabnahme der Kerze während der Versuchszeit bestimmt. Gibt man dem Gefäß einen nach innen vorgewölben Boden, versieht seine Seitenwand mit einem Schutzmantel aus Filz und wählt als Kerze ein kleines Stearinlicht, wie sie als Nachtlichter im Handel sind, so läßt sich die frei werdende Wärmemenge nach Ausführung einer oder zweier Korrekturen mit etwa 15 % Verlust gewinnen. Der Fehlbetrag rührt einmal von unvollständiger Verbrennung her und dann von den Wärmemengen, die von der Flamme durch Strahlung und Leitung an die Umgebung abgegeben werden und für die Anheizung des Wassers verloren gehen.

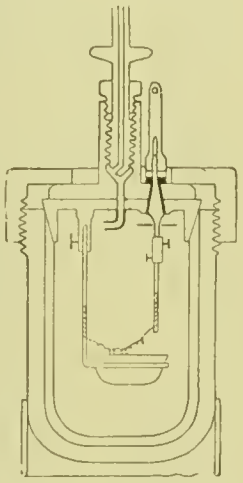


Fig. 2. Berthelots kalorimetrische Bombe zur Bestimmung der Verbrennungswärme organischer Substanzen.

Diese Fehler vermeidet die Verbrennung in der Bombe, die von Berthelot in die kalorimetrische Methodik eingeführt worden ist und die Bestimmungen mit einer Genauigkeit bis 1 ‰ durchführen läßt. Sie besteht aus einem dicht schließenden Gefäß aus Platin (Fig. 2), in welchem eine gewogene Menge der Substanz in Sauerstoff von 24 Atm. Druck durch den elektrischen Strom entzündet und zur Verbrennung gebracht wird. Näheres über die Methode siehe bei Ostwald-Luther, Physiko-chemische Messungen, Leipzig, 1902, 215.

Die Bombe, welche sich durch den Verbrennungsprozeß erwärmt, ist in ein Wasserbad versenkt, aus dessen Temperaturzunahme die entwickelten Wärmemengen gefunden werden. Die nachstehende Tabelle gibt die in kg-Kal. gemessenen Wärmemengen, welche durch Verbrennung

von je 1 g der betreffenden Substanz gewonnen werden. Alle Zahlen beziehen sich auf wasserfreie Substanz.

	Verbrennungswärme in kg-Kalorien pro g Substanz		
Wasserstoff	34,5		
Kohlenstoff	7,9		
Schwefel	2,2		
Stearinsäure	9,4—9,7		
Tierfett	9,4—9,5		
Butterfett	9,2		
Olivenöl	9,3—9,4		
Stärke	4,1—4,2		
Rohrzucker	3,9—4,0		
Milchzucker	3,9		
Maltose	3,9		
Dextrose	3,7—3,8		
Alkohol	7,1—7,3		
Glyzerin	4,3		
Kleber	6,0		
Legumin	5,8		
Serumalbumin	5,9		
Eieralbumin	5,6—5,7		
Milchkasein	5,9		
Glutin	5,4—5,5		
Pepton	5,3		
Harnstoff	2,5		
Muskeleiweiß	5,75	Nutzeffekt	4,4
Muskel	5,3		4,0
Körpereiweiß			3,8

Zu oberst stehen die Verbrennungswärmen dreier Grundstoffe, H, C und S, von welchen der Wasserstoff bei weitem die größte ergibt. Dann folgt eine Gruppe von Substanzen, die zu den Fetten und deren Spaltungsprodukten gehören. Ihre Verbrennungswärmen schwanken zwischen 9,2 und 9,7. Es folgen fünf Körper aus der Gruppe der Kohlenhydrate, die ebenfalls nahe übereinstimmende Verbrennungswärmen aufweisen, zwischen 3,7 bis 4,2. Eine letzte Gruppe enthält Beispiele von Eiweißkörpern, deren Verbrennungswärmen sich in den Grenzen von 5,3 bis 6,0 bewegen (vgl. die Tabellen von Landolt und Börnstein, 2. Aufl., Berlin 1894).

Man sieht, daß Substanzen von ähnlicher chemischer Zusammen-

setzung auch naheliegende Werte der Verbrennungswärme besitzen und es ist nicht schwer zwischen diesen beiden Tatsachen Beziehungen aufzufinden. Zunächst ist ersichtlich, daß die Verbrennungswärmen um so größer sind, je weniger Sauerstoff die Substanz im Molekül besitzt, je mehr sie also davon bei der Oxydation verbraucht. So enthält z. B. das Tristearin (C_{57} H_{110} O_6) bei einem Molekulargewicht von 890 nur 10,78 % Sauerstoff, Dextrose und Rohrzucker bezw. 53,33 % und 51,5 %, während die Eiweißkörper mit einem Sauerstoffgehalt von 21—23 % in der Mitte stehen. Für die hohe Verbrennungswärme der Fette kommt ferner in Betracht, daß ein erheblicher Teil des Sauerstoffs (fast $^1/_3$) zur Oxydation von Wasserstoff erfordert wird.

Die Zahlen für die Eiweißkörper bedürfen bei Anwendung auf den tierischen Energiehaushalt einer Korrektur, weil diese Stoffe, wie schon oben erwähnt, im Organismus nicht so weit oxydiert werden können, als es in der Bombe gelingt. Rubner hat die Korrektur ermittelt, indem er für eine möglichst gleichförmige, eiweißreiche Kost die Verbrennungswärme von Harn und Kot bestimmte und sie von der Verbrennungswärme der Kost abzog.

Auf diese Weise sind die unten rechts stehenden Zahlen der obigen Tabelle gewonnen, welche den Nutzeffekt für die bei Hunden gut durchführbare gleichförmige Beköstigung mit ausgelaugtem, sowie mit frischem, möglichst fettfreiem Fleisch darstellen. Für das im Hunger vom Körperbestand eingeschmolzene Eiweiß fand Rubner einen etwas niederen Nutzwert als für gefüttertes Fleisch, was er geneigt ist auf eine andere Zersetzungsart des Körpereiweißes zu beziehen (1885, Z. f. B. **21**, S. 308, 319, 328).

Das Verfahren von Rubner läßt sich verallgemeinern und auf jede wie immer zusammengesetzte Kost ausdehnen. Man spart auf diese Weise die Zerlegung der Nahrung in die einzelnen in ihr enthaltenen, Energie führenden Stoffe und die Ermittlung der aus ihnen fließenden Wärmemengen. Dieser kürzeste Weg ist aber, wie leicht ersichtlich, nur gestattet, solange der oben angenommene Idealfall verwirklicht ist, daß der Zustand des Versuchstieres oder der Versuchsperson vollständig unverändert bleibt. Ist diese Voraussetzung nicht erfüllt, so muß der kalorische Versuch mit einem Stoffwechselversuch verbunden werden, der es in später noch näher zu beschreibender Weise ermöglicht, die stofflichen und energetischen Zustandsänderungen des lebenden Organismus zu ermitteln. Auf diese Weise sind die Versuche durchgeführt, über welche nachstehend berichtet werden soll.

Es wird indessen zweckmäßig sein, vorher noch einen Einwand zu beseitigen, der gegen die Gleichstellung der Verbrennungswärmen innerhalb und außerhalb des Tieres gemacht werden könnte. Die Verbrennung im Tierkörper verläuft weniger stürmisch und daher nicht

mit Feuererscheinung, wie in der Bombe und man könnte daher geneigt sein eine entsprechende Verschiedenheit der Verbrennungswärmen anzunehmen. Dies trifft aber nicht zu. Es kommt für den zu erzielenden Energiegewinn nicht auf die Art der Oxydation, sondern nur auf die Natur der Oxydationsprodukte an. Sind diese gleich, so wird dieselbe Energiemenge gewonnen, wie verschieden sonst auch der Prozeß ablaufen mag. Dies erhellt z. B. sehr deutlich aus den Versuchen von Rubner, in welchen die Verbrennungswärme des Harnstoffes auf zwei verschiedenen Wegen bestimmt wurde, durch Verbrennung im gewöhnlichen Sinne und durch Oxydation auf nassem Wege mittelst unterbromigsaurem Natron, und welche bis auf 0,4 % übereinstimmende Werte ergeben haben (1885, Z. f. B. 21, 291).

Mit der Kenntnis der Verbrennungswärme und des Nutzeffektes der Nahrung sind die Voraussetzungen gegeben für die Aufstellung einer Bilanz zwischen den zugeführten und den verlorenen Energiemengen. Die durch Zersetzung der Nahrung freiwerdenden Wärmemengen sind als Aktiva, die während derselben Zeit vom Körper abgegebenen Wärmemengen als die Passiva zu buchen.

Auf diesem Wege sind die nachstehenden Zahlen gewonnen, die Rubner im Jahre 1893 veröffentlicht hat (Z. f. B. 30, 135) und die sich auf Hunde beziehen.

Art der Nahrung	Zahl der Tage	Summe der aus der Nahrung kommenden Wärme (Aktiva)	Summe der nach außen abgegebenen Wärme (Passiva)	Differenz in Prozent	Prozent-Differenz im Mittel
Fleisch u. Fett	8	2492,4	2488,0	— 0,17	— 0.42
	12	3985,4	3958,4	— 0,68	
Fleisch	6	2249,8	2276,9	+ 1,20	+ 0.43
	7	4780,8	4769,3	— 0,24	

Die Versuche lehren, daß die in den 6—12 tägigen Perioden aufgenommenen Wärmemengen bis auf Differenzen, die sich meist unter 1 Prozent halten, im Kalorimeter wiedererscheinen. Die Differenzen sind bald positiv, bald negativ, was darauf hinweist, daß sie nur durch unvermeidliche Beobachtungsfehler bedingt sind. Die Bilanz stimmt auch im großen und ganzen für die einzelnen Tage, woraus folgt, daß die bei einer täglich einmaligen Fütterung gereichte Nahrung innerhalb 24 Stunden praktisch vollständig zerlegt wird.

Ähnlich gute Bilanzen sind für den Menschen erhalten worden in

Versuchen, welche Atwater und Benedict mit einem sehr vervollkommneten Respirations-Kalorimeter ausgeführt haben (1904, E. d. Ph. 3, I, 614). Sie fanden bei gewöhnlicher Kost und körperlicher Ruhe der Versuchspersonen folgende Werte:

Art des Versuchs	Dauer in Tagen	Tägliche Wärme-Einnahme	Tägliche Wärme-Ausgabe	Unterschiede Kal	Unterschiede %
7 Versuche an E. O.	25	2268	2259	— 9	— 0,4
1 „ „ A. W. S.	3	2304	2279	— 25	— 1,1
3 „ „ J. F. S.	9	2118	2136	+ 18	+ 0,8
1 „ „ J. C. W.	4	2357	2397	+ 40	+ 1,7
Mittel aus allen diesen Versuchen	41	2246	2246	—	—

Außer den vorstehenden Versuchen haben die genannten Forscher sowie Benedict allein noch eine sehr große Zahl von Versuchen an Menschen bei verschiedener Ernährung mit und ohne körperliche Arbeit durchgeführt und stets ähnlich gute Übereinstimmung gefunden.

Daraus ist zu schließen, daß das tierische und menschliche Leben seinen Energiebedarf durch Verbrennungsprozesse deckt und daß es in allen seinen Geschehnissen dem Satz von der Erhaltung der Energie unterworfen ist.

Die Lebenserscheinungen stellen sich damit für die wissenschaftliche Betrachtung auf gleiche Stufe wie die Vorgänge in der leblosen Natur, so daß die Einheitlichkeit der Forschungsmethode gerechtfertigt ist.

Unter den Vorgängen, welche im vorstehenden Abschnitt erörtert wurden, ist vielleicht der auffallendste die Leichtigkeit, mit welcher der Organismus die Nahrungsstoffe oxydiert, obwohl sie chemisch sehr indifferente Körper darstellen. Sie zeigen an der Luft wenig Neigung sich mit dem Sauerstoff zu verbinden, auch wenn man sie auf die Temperatur des Blutes erwärmt. Der Organismus verfügt über eine Reihe von Hilfsmitteln chemischer Natur, um die Nahrungsstoffe in leichter reagierende Verbindungen umzuwandeln und weiterhin über solche, welche den Sauerstoff aus der Luft aufnehmen und ihn auf die Nahrungsstoffe oder deren Umwandlungsprodukte übertragen, sei es direkt oder unter Vermittlung von Zwischenkörpern. Die Betrachtung dieser Vorgänge setzt aber voraus eine Untersuchung der Eigenschaften der Körperflüssigkeiten, vor allem des Blutes und der Lymphe, auf welche in den nächsten Abschnitten eingegangen werden soll.

Zweiter Teil.

Das Blut.

Zur Blutentnahme aus einer Arterie wird in das Gefäß eine Kanüle mit der Spitze gegen das Herz eingebunden und ein passend gebogenes Glasrohr angesetzt. Da der Druck hoch ist, kann man rasch größere Mengen Blut gewinnen und das Tier verbluten, d. h. ihm soviel Blut entziehen, daß das Leben erlischt. Man erhält eine rote, etwas klebrige, eigentümlich riechende, schon in dünnen Schichten undurchsichtige Flüssigkeit, die das Licht stark zurückwirft. Die Farbe wechselt von hellem Rot bis zu dunkelbraunrot und schwarz; sie ist in hohem Maße von der Atemtätigkeit des Tieres abhängig.

Nimmt man Blut aus der Vene, indem man eine Kanüle mit der Spitze gegen die Kapillaren in das Gefäß einlegt, so erhält man Blut, das in der Regel dunkler ist als das arterielle und infolge des geringen Drucks sich viel langsamer entleert.

Das Blut hat die Eigenschaften einer Deckfarbe, d. h. der farbige Bestandteil, die Blutkörper, bilden eine Aufschwemmung in der Blutflüssigkeit.

Wenige Minuten nach dem Aderlaß verändert sich das Blut, indem es seine flüssige Beschaffenheit verliert und die Beschaffenheit einer Gallerte annimmt: das Blut gerinnt. Man kann das Glas neigen oder umkehren, ohne daß das Blut ausfließt. In dieser Weise verläuft die Gerinnung indessen nur, wenn man das gelassene Blut stehen läßt. Hält man es während der kritischen Zeit in Bewegung, indem man es mit einem Stabe rührt oder schlägt, so besteht die Gerinnung in der Abscheidung von Fäden und Flocken, die unter dem Mikroskope aus dicht verfilzten Fasern bestehen und die Neigung haben, sich an die

Wände des Glases, an den schlagenden Stab, überhaupt an alle festen Körper anzuhängen, die mit dem Blute in Berührung sind, vor allem auch an die Blutkörper. Die Fasern sind äußerst fein und bilden ein so dichtes Netzwerk, daß große Mengen Blutkörper und selbst die flüssigen Bestandteile des Blutes in ihm gefangen bleiben. Fig. 3. Durch längeres Auswaschen in Wasser und Auspressen kann man einen Teil dieser Einschlüsse entfernen und erhält dann den Faserstoff oder das Fibrin als weiße, elastische, leicht zerreißliche Stränge.

Das im Stehen geronnene, gelatinöse Blut zeigt nach Stunden eine weitere Veränderung, die darin besteht, daß das Gerinnsel sich zusammenzieht, so daß es einen verkleinerten Ausguß des Glasgefäßes

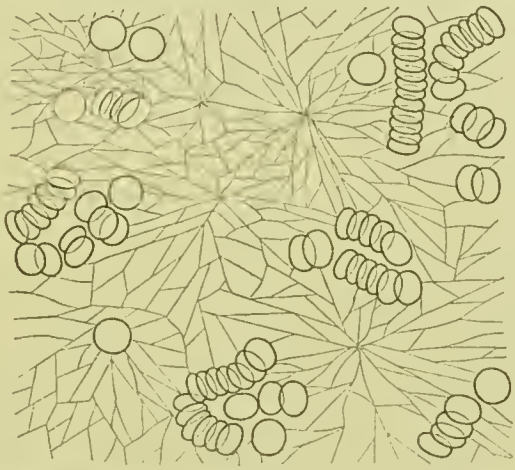


Fig. 3. Geronnenes menschliches Blut. Nach Schiefferdecker, Gewebelehre II. Braunschweig 1891, S. 378.

darstellt, wobei es eine klare, gelblich gefärbte Flüssigkeit, das Serum, auspreßt. Das verkleinerte Gerinnsel wird als Blutkuchen bezeichnet.

Untersucht man ein Stückchen Blutkuchen unter dem Mikroskop bei starker Vergrößerung, so findet man genau dieselbe Struktur, welche von den Fibrinflocken des geschlagenen Blutes oben beschrieben worden ist, so daß man nicht zweifeln kann, daß die beiden Formen der Gerinnung im wesentlichen identisch sind. Tritt die Gerinnung am ruhenden Blute ein, so hat das entstehende Netzwerk des Fibrins eben Gelegenheit überall in Zusammenhang zu treten und alle festen und flüssigen Teile des Blutes in seinem Maschenwerk einzuschließen. Im geschlagenen Blut wird dieser Vorgang gestört, so daß es nur zur Bildung einzelner Flocken kommen kann.

Seiner chemischen Beschaffenheit nach ist der Faserstoff ein Eiweißkörper. Durch das Millonsche Reagens wird er rot, durch Salpetersäure

gelb gefärbt, in Pepsinchlorwasserstoffsäure wird er gelöst, wobei die charakteristischen Spaltungsprodukte des Eiweißes, die sog. Albumosen und Peptone auftreten.

Die Gerinnung besteht also stets in dem Auftreten des Faserstoffs, der als solcher im frischen Aderlaßblut nicht vorhanden ist. Um zu entscheiden, ob er aus dem flüssigen Teil des Blutes stammt, oder von den Blutkörpern abgeschieden wird, muß man das Blut *vor* seiner Gerinnung in seine festen und flüssigen Bestandteile trennen.

Hierzu genügt es Blut in einem eisgekühlten Gefäß aus der Ader aufzufangen, es sodann bis zur gleichmäßigen Durchkühlung in Eis zu stellen und dann auf der Zentrifuge auszuschleudern. Man erhält eine Trennung in zwei meist etwas ungleiche Hälften, in eine gelblich gefärbte, klare oder leicht getrübte Flüssigkeit und einen roten Bodensatz. Zuweilen gelingt es noch den flüssigen Teil abzuheben; meist tritt aber während des Ausschleuderns Gerinnung ein, die nun so verläuft, daß die Flüssigkeit fest gelatiniert, während der rote Bodensatz flüssig bleibt oder doch sich nur in ganz lockerer Weise zusammenballt. Der Gerinnungsvorgang vollzieht sich sonach vorwiegend in dem flüssigen Teil des Blutes. Daß er im Bodensatz nicht ganz ausbleibt ist erklärlich, weil zwischen den Körperchen des Blutes die Blutflüssigkeit durchaus nicht völlig verdrängt ist; der geringen hier zurückbleibenden Masse der Blutflüssigkeit entspricht der lockere Zustand des Gerinnsels.

Der Versuch ergibt, daß der Faserstoff oder das Fibrin aus dem ungefärbten, flüssigen Teil des Blutes abgeschieden wird und demgemäß auch selbst farblos ist. Die Flüssigkeit des frischen, ungeronnenen Blutes enthält in Lösung einen Stoff, aus dem sich bei der Gerinnung der Faserstoff bildet. Man unterscheidet daher diese Flüssigkeit als *Plasma* von dem *Serum*, d. h. der Flüssigkeit, die nach Ausscheidung des Faserstoffs zurückbleibt. Die verschiedene Form, in der die Bestandteile des Blutes (Blutkörper, Faserstoff, Serum) je nach der Behandlung auftreten, läßt sich in nachstehender Weise übersichtlich darstellen:

Ungeronnenes Blut:	Blutkörperchen	Plasma	
Geschlagenes Blut:	Blutkörperchen	Faserstoff	Serum
Geronnenes Blut:	Blutkuchen		Serum.

Man muß indessen hinzufügen, daß, wie bereits oben erwähnt, das geronnene Blut erst nach geraumer Zeit eine Scheidung in Blutkuchen und Serum eingeht, während es anfänglich eine gleichmäßige elastische Gelatine bildet, deren Volum sich von dem des frischen Blutes nicht unterscheidet.

Wird ungeronnenes Blut ausgeschleudert, so kann man bei genauerer Betrachtung in der Regel nicht zwei sondern vier Schichten unterscheiden:

1. eine Schicht klaren Plasmas,
2. eine Schicht fein getrübten Plasmas,
3. eine sehr dünne Schicht eines weißen oder graugelblichen Niederschlages,
4. die mächtige Schicht des roten Bodensatzes, der sog. Cruor.

Nur die oberste klare Plasmaschicht ist frei von körperlichen Bestandteilen. In den drei anderen Schichten ordnen sich dieselben nach ihrem spezifischen Gewicht. Dies gilt wenigstens sicher für die dritte und vierte Schicht, welche die weißen Blutkörper oder Leukozyten und die roten Blutkörper oder Erythrozyten enthalten. Für die zweite, leicht getrübte Plasmaschicht kann es zweifelhaft sein, ob die dort vorhandenen Blutplättchen oder Thrombozyten ihre geringe Neigung abzusitzen nur ihrem niedrigen spezifischen Gewicht oder auch ihrer Kleinheit verdanken. Letztere vergrößert die Reibung, welche die Plättchen in dem Plasma zu überwinden haben.

Die Blutkörper.

Bei Betrachtung eines Bluttröpfchens unter dem Mikroskope fallen die in ungeheuerer Menge vorhandenen gefärbten Scheiben in die Augen, welche als rote Blutkörper oder Erythrozyten bezeichnet werden. Neben den Scheiben kommt auch die Schalen- und Glockenform vor. Im verdünnten Blute legen sich die Scheiben vielfach mit ihren Flächen aneinander, wodurch geldrollenartige Gebilde entstehen. Ihre Farbe ist nur in dicken Schichten rot; der einzelne Erythrozyt ist gelblich oder grünlichgelb. Dies heißt, daß er im wesentlichen nur violettes Licht absorbiert, während durch dickere Schichten auch das blaue und grüne Licht geschwächt wird.

Die roten Blutkörper sind verhältnismäßig sehr wasserarme Gebilde; sie enthalten nach C. Schmidt (Charakteristik der Cholera 1850) 32 % Trockensubstanz, nach neueren Autoren bis zu 40 % (vgl. Vierordt, Tabellen, Jena 1906). An Gerinnseln, in denen Blutkörper eingeschlossen sind, läßt sich bequem beobachten, daß sie sehr leicht deformierbar sind, aber nach Aufhören der deformierenden Kräfte in die ursprüngliche Form wieder zurückkehren. Die oft sehr unregelmäßige Form, die Weichheit und Elastizität lassen vermuten, daß die Blutkörper Gebilde von gallertiger Beschaffenheit sind. Für diese Anschauung spricht auch die Erfahrung, daß innerhalb der Blutkörper nicht selten Abscheidung von Flüssigkeit in Form von feinen Tröpfchen oder Vakuolen zu beobachten ist. (Vgl. hierzu Gürber, A. f. P. 1890, 401; von Aekeren, Diss. Würzburg 1894.)

Die Blutkörper der Säuger sind wie die des Menschen kernlos, homogen, rund und flach und fast immer kleiner als die des Menschen. Nur der Elefant, das Walroß und die Edentaten haben größere. Die Blutkörper der kamelartigen Tiere sind elliptisch. Alle übrigen Wirbeltiere haben elliptische und kernhaltige Erythrozyten — mit Ausnahme des Petromyzon, dessen Blutkörper rund und kernhaltig sind. Die Unterscheidung der Wirbeltiere in solche mit kernhaltigen und kernlosen Blutkörpern ist jedoch nur für erwachsene Individuen durchführbar. Während der embryonalen Entwickelung haben auch die Säuger kernhaltige Erythrozyten. Die Entkernung tritt beim menschlichen Embryo schon frühzeitig auf, so daß im 4. Monat die Mehrzahl, im 7. Monat alle Blutkörper kernlos sind. Indessen können auch beim Erwachsenen kernhaltige rote Blutkörper beobachtet werden nach allen zur Neubildung von Blut führenden Eingriffen, z. B. nach Aderlässen.

Die Blutkörper erleiden unter gewissen Bedingungen eine Änderung ihrer Form und Größe. Wird durch Verdunstung oder Salzzusatz die Blutflüssigkeit konzentrierter, so tritt Wasser aus den Körperchen aus, sie schrumpfen; wird die Blutflüssigkeit verdünnt, so quellen die Körperchen. Diese Volumänderungen lassen sich schon makroskopisch an ausgeschleuderten Blutproben nachweisen, wie nachstehender Versuch zeigt:

Es werden aus frischem Blut vier Proben wie folgt gemischt und dann ausgeschleudert

1. 2 Teile Serum und 2 Teile Blut
2. 2 „ Kochsalzlösung von 0,9% und 2 „ „
3. 1 Teil Serum + 1 Teil Kochsalzlösung von 3% + 2 Teile Blut
4. 1 „ „ + 1 „ Wasser + 2 „ „

An den ausgeschleuderten Proben bemerkt man, daß das Volum der Blutkörper in 1 und 2 nahezu gleich groß ist. Daraus folgt, daß Serum und eine Kochsalzlösung von 0,9 % in bezug auf ihr Verhalten zu den Körperchen einander gleichwertig sind. Setzt man daher die Salzkonzentration des Serums in den Proben 3 und 4 gleich einer 0,9-prozentigen Kochsalzlösung und berücksichtigt man, daß in 2 Teilen Blut ungefähr 1 Teil Serum enthalten ist, so erhält man für die Salzkonzentration der Mischung 3 den Wert $\frac{0{,}9 + 3{,}0 + 0{,}9}{3} = 1{,}6$ und für 4 den Wert $\frac{0{,}9 + 0 + 0{,}9}{3} = 0{,}6$. In der ausgeschleuderten Probe 3 ist das Volum der Blutkörper verkleinert, in 4 vergrößert.

Die gefundene Abhängigkeit des Volums der Blutkörper von der Konzentration der umgebenden Flüssigkeit lehrt zunächst, daß die Blutkörper für Wasser durchgängig sind, da die Volumänderungen nur durch Wasserbewegung bedingt sein können. Der Erfolg ist kein selbstverständ-

licher. Es ist bekannt, daß konzentrierte Salzlösungen in verdünntere hinein diffundieren; man sollte daher im Falle der Konzentrationserhöhung außerhalb des Körperchens eher erwarten, daß das überschüssige Salz in das Körperchen einwandert, bis die Konzentration innen und außen gleich geworden ist. Die Beobachtung, daß in der dichteren Lösung eine Volumverminderung der Körperchen eintritt, beweist, daß das Salz nicht oder nur sehr schwer in das Körperchen eindringt, während der Austritt von Wasser offenbar leicht vonstatten geht.

In analoger Weise ist die Quellung der Körperchen zu erklären. Wird die Lösung außerhalb der Körperchen verdünnt, so wird der Ausgleich der Konzentrationen wieder nicht durch Austritt der im Körperchen vorhandenen Salze, sondern durch Eintritt von Wasser herbeigeführt. Die Diffusion der Salze nach außen ist also unmöglich oder erschwert, der Eintritt von Wasser dagegen leicht.

Der Grund, warum es in beiden Fällen zu einer Wasserbewegung kommt, liegt in dem Bestreben aller gelösten Substanzen, einen möglichst großen Raum einzunehmen, d. h. in dem Lösungsmittel eine möglichst geringe und gleichmäßige Konzentration zu erreichen. Dieses Bestreben äußert sich als Diffusion überall dort, wo ungleich konzentrierte Lösungen aneinander stoßen und als Druck auf die Oberfläche der Flüssigkeit, wenn die gleichmäßige Ausbreitung in dem Lösungsmittel erreicht ist. Den gleichen Druck erleiden alle von der Flüssigkeit benetzten, für die gelösten Körper undurchlässigen Wände. Dieser Druck wird als osmotischer Druck bezeichnet.

Sind zwei verschieden konzentrierte Lösungen voneinander getrennt durch eine Wand, die für die gelösten Stoffe undurchlässig, für Wasser aber durchgängig ist, so wird der ungleiche osmotische Druck zu einer Verschiebung der Trennungswand führen, wobei Wasser aus der dünneren Lösung in die dichtere übertritt. Ist die Trennungswand unverschieblich, so wird die freie Oberfläche der dichteren Lösung gehoben, während gleichzeitig infolge Wasseraustrittes das Niveau der dünneren Lösung sinkt. Es entstehen mit anderen Worten infolge des osmotischen Druckes hydrostatische Gegendrucke, die solange wachsen, bis die beiden Kräfte sich das Gleichgewicht halten. Der Vorgang kann, wie ersichtlich, zur hydrostatischen Messung des osmotischen Druckes dienen und ist von Pfeffer in einer berühmten Untersuchung (Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877) dazu benützt worden. Pfeffer fand recht bedeutende Drucke z. B. für 1 % Rohrzucker 47 cm Quecksilber oder nahezu $^2/_3$ Atmosphäre; für 1 % Salpeter 178 cm Quecksilber oder $2^1/_3$ Atmosphären, wobei zu beachten ist, daß die von Pfeffer gebrauchte trennende Wand für Salpeter nicht einmal völlig undurchlässig war. Den osmotischen Druck einer 1 prozentigen Kochsalzlösung konnte Pfeffer mit seiner Methode nicht bestimmen, doch ist aus anderen

Untersuchungen jetzt bekannt, daß ihr osmotischer Druck sich auf etwa 7 Atmosphären beläuft.

Es ist begreiflich, daß die Blutkörper den ansehnlichen osmotischen Drücken, die schon bei geringen Verschiedenheiten der Konzentration auftreten, nicht Widerstand zu leisten vermögen, sondern je nach Umständen Wasser abgeben oder aufnehmen. Bei Wasserabgabe verlieren sie ihre regelmäßige Gestalt, bekommen Einkerbungen, Buckel und Spitzen und man spricht dann von Maulbeer- bezw. Stechapfelformen. Bei Wasseraufnahme blähen sich die Scheiben auf und werden schließlich kugelig. Während nun Formänderungen geringen Grades wieder rückgängig werden können, treten bei stärkeren Schrumpfungen oder Quellungen tiefgreifende Änderungen in der Struktur des Körperchens ein, die zu seiner Zerstörung führen. Dabei löst sich der Farbstoff der Körperchen in der Blutflüssigkeit und diffundiert in derselben, wodurch das Blut seinen Charakter als Deckfarbe verliert. Es wird viel durchsichtiger, erscheint im durchfallenden Licht schön rot, im auffallenden Licht dagegen dunkel. Man nennt solches Blut lackfarbenes Blut. Bringt man die Blutkörper durch Wasserzusatz zum Quellen, so verschwinden sie anscheinend vollständig aus dem mehr und mehr sich klärenden Blute. Sie sind aber gleichwohl, wenn auch nur als kaum bemerkbare blasse „Schatten" vorhanden und können durch geeignete Mittel niedergeschlagen werden (Wooldridge, A. f. P. 1881, 387). Der farblose Rest der Körperchen heißt Stroma.

Die Durchgängigkeit der Zellen für gelöste Stoffe ist in neuerer Zeit von Overton (Studien über die Narkose, Jena 1901 und 1902 A. g. P. **92**, 115) in eingehender Weise geprüft worden. Er fand, daß es neben Wasser noch eine sehr große Zahl von Substanzen gibt, die in die tierischen Zellen eindringen und daß namentlich von den bis jetzt bekannten organischen Verbindungen die Mehrzahl einzudringen vermag. Besonders rasch dringen jene Substanzen ein, die sich durch leichte Löslichkeit in Fetten, fetten Ölen, Cholesterin und Lezithin auszeichnen. Da nun die beiden letztgenannten Stoffe erfahrungsgemäß in allen tierischen und pflanzlichen Zellen vorkommen, so ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß ihre Anwesenheit das Verhalten der Zellen gegen die umgebende Lösung in erster Linie bestimmt. Die Verteilung des gelösten Körpers zwischen der umspülenden Flüssigkeit einerseits, der Zelle anderseits würde dann abhängen von dem Verhältnis seiner Löslichkeit in Wasser bezw. in den fettartigen Stoffen, den „Lipoiden", der Zellen. Ist die Löslichkeit in den Lipoiden überwiegend, so werden diese die größte Menge des gelösten Körpers aufnehmen, was sich in einer veränderten Funktion der Zelle, der sog. Narkose äußert. Starke und namentlich langanhaltende Narkosen führen schließlich zu einer irreparablen Änderung oder zum Tode der Zelle, die sich bei den Blutkörpern

vor allem in dem Austritt des Farbstoffes äußert. In dieser Weise wirken Alkohol, Äther, Chloroform und viele andere organische Stoffe. Übrigens unterscheiden sich die Erythrozyten von den meisten übrigen Zellen durch eine viel größere Durchgängigkeit für Salze und deren elektrolytische Bestandteile, wovon in dem Abschnitt über die Salze des Blutes noch genauer zu handeln sein wird.

Die farblosen Formelemente oder Leukozyten des Blutes zeigen eine weit größere Mannigfaltigkeit der Gestalt als die roten. Man unterscheidet Hämoleukozyten, Zellen die im allgemeinen größer sind als die Erythrozyten (8—14 μ) und reichliches Protoplasma haben und Lympholeukozyten oder kurz Lymphozyten mit wenig Protoplasma und einem Durchmesser von 4 bis 7,5 μ. Der Name soll andeuten, daß letztere Zellen aus den Lymphdrüsen stammen, in denen sie in ungeheuren Mengen vorkommen. Die Kerne aller dieser Zellen sind im frischen Zustande nicht sichtbar; am gehärteten und in geeigneter Weise gefärbten Präparat treten sie dagegen sehr deutlich hervor. Die Hämoleukozyten mit fein gekörntem Protoplasma, die etwa $^3/_4$ aller Leukozyten des Blutes ausmachen, haben eigentümlich ausgezogene Kerne mit vielen Lappen und Einschnürungen. Neben ihnen finden sich in geringer Zahl grobkörnige Leukozyten, deren Körner sich mit sauren Farbstoffen intensiv färben (oxyphile Granula). Die Lymphozyten bilden etwa $^1/_4$ der weißen Blutzellen.

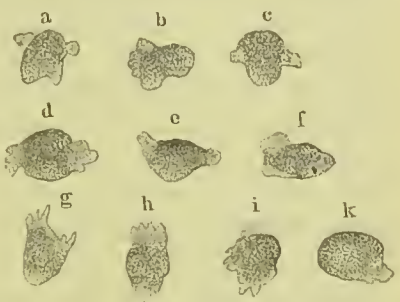


Fig. 4. Formänderungen eines menschlichen Leukocyten innerhalb 15 Minuten bei Stubentemperatur. Nach Schiefferdecker, Gewebelehre II, Braunschweig 1891, S. 371.

Am wenigsten bekannt sind die Thrombozyten oder Blutplättchen, weil sie sehr veränderlich und vergänglich sind. Über ihre Bedeutung für die Blutgerinnung siehe unten. In größerer Menge können sie, wie oben erwähnt, gewonnen werden durch Ausschleudern ungeronnenen Blutes, ein Verfahren, das von Mosen zuerst angewendet worden ist (A. f. P. 1893, 352). Bürker benutzt zu ihrer Darstellung die natürliche Sonderung der Formelemente in einem Tropfen Blut, der auf Paraffin aufgefangen und vor Verdunstung geschützt lange Zeit nicht gerinnt (1904, A. g. P. 102, 36).

Leukozyten und Thrombozyten sind durch ihre Beweglichkeit ausgezeichnet; dieselbe ist bei den Leukozyten am stärksten ausgebildet. Man unterscheidet zweierlei Bewegungsarten: Formänderungen an Ort und Stelle, bestehend im Ausstrecken und Einziehen von Fortsätzen, Ausbreitung zu Platten und Zusammenziehung zu Kugeln und zweitens Ortsveränderung. Beide Bewegungsformen greifen ineinander (vgl. Fig. 4).

Die Formänderungen an Ort und Stelle haben manche Ähnlichkeit mit dem Verhalten von Öltropfen in alkalischen Flüssigkeiten. Während ein solcher Tropfen in reinem Wasser keine Benetzungs- oder Mischungserscheinungen aufweist, überall gleiche Oberflächenspannung und demgemäß Kugelform besitzt, tritt in alkalischen Flüssigkeiten Seifenbildung ein, wodurch die Oberflächenspannung vermindert wird. Anscheinend sind die Fettsäuren nicht gleichmäßig in dem Öltropfen verteilt, denn die Beobachtung lehrt, daß es immer Orte auf der Oberfläche des Tropfens gibt, die an der Reaktion stärker beteiligt sind wie andere. Die Verschiedenheit des Verhaltens führt zu Ungleichheiten der Oberflächenspannung mit dem Erfolge, daß die Orte mit geringerer Spannung von den höher gespannten vorgetrieben werden, also zu Fortsätzen auswachsen. Ist dann die Affinität zwischen Fettsäure und Alkali gesättigt, so tritt wieder die hohe Spannung auf und der Fortsatz wird zurückgezogen. Die farblosen Zellen des Blutes zeigen aber nicht nur Änderungen der Gestalt, sondern auch solche des Ortes. Um dies zu ermöglichen, müssen sie an festen Wänden haften und an ihnen sich entlang bewegen. Daß sie dazu befähigt sind, läßt sich an jedem Blutpräparat und selbst im strömenden Blut beobachten, wo die Leukozyten an der Gefäßwand zu kleben pflegen, bis sie vom Blutstrom ein Stück weiter geführt werden. Ist der feste Körper, an dem der Leukozyt haftet, von geringer Ausdehnung, so kann er von dem Protoplasma der Zelle ganz umschlossen werden (Phagozytose). Der Ablösung von der Unterlage entspricht in diesem Falle die spätere Ausstoßung des aufgenommenen und chemisch veränderten (verdauten) Fremdkörpers aus dem Zelleib.

Die Formänderungen der Leukozyten, Amöben und anderer frei lebender Zellen treten zweifellos vielfach aus inneren, mit ihrem Stoffwechsel zusammenhängenden, Gründen auf. Für die Ortsveränderungen lassen sich zuweilen äußere Gründe nachweisen in Form von Konzentrationsunterschieden in der umgebenden Flüssigkeit. Dieselben führen bei vielen Organismen zu bestimmt gerichteten Bewegungen, indem die Zellen entweder in der Richtung der Konzentrationszunahme wandern (positive Chemotaxis) oder in entgegengesetzter (negative Chemotaxis). Solche Fälle von Chemotaxis sind von Stahl, Engelmann, Pfeffer u. a. beschrieben worden. (Vgl. Pfeffer, Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen, Leipzig 1888, 582.) Auch für die Leukozyten des Menschen und der Wirbeltiere ist ein derartiges Verhalten bekannt. Die Stoffe, durch welche in besonders hohem Grade die Anlockung der Leukozyten bewirkt wird, sind Ausscheidungen und Zerfallsprodukte von Bakterien und Zerfallsprodukte der Gewebszellen. Ist in ein Gewebe ein Fremdkörper eingedrungen, hat eine Infektion stattgefunden oder ist eine Nekrose entstanden, so sammeln sich große Massen von Leukozyten an dem Orte und führen schließlich unter Einschmelzung des Gewebes zur Eiterbildung. Zu

solchen Orten wandern die Leukozyten hin, indem sie die Blutgefäße durch vorgebildete oder erst entstehende Lücken verlassen und dann im Gewebe ihre Wanderung fortsetzen (Th. Leber, Die Entstehung der Entzündung. Leipzig 1891). Mit dem Auftreten der Leukozyten hängt eng zusammen die Ausscheidung eigentümlicher Schutzstoffe, welche unten bei Besprechung des Blutserums nochmals erwähnt werden. Namentlich scheinen die Leukozyten mit den glänzenden großen Granulis als die Zellen betrachtet werden zu müssen, welche an der Bildung der Schutzstoffe in erster Linie beteiligt sind. (Nößke, 1900, Z. f. Chirurgie 55, 211.)

Es ist oben ausgeführt worden, daß auch die Erythrozyten keine ganz konstante Form besitzen. Es unterscheiden sich einmal die einzelnen Zellen einer Blutprobe mehr oder weniger von einander und dann erleidet jede Zelle reversible Änderungen ihrer Form und Größe, wenn die Konzentration der umgebenden Lösung innerhalb gewisser Grenzen schwankt. Jenseits dieser Grenzen treten dauernde Veränderungen der Erythrozyten ein, insbesondere wird bei starker Quellung der Farbstoff von den übrigen Bestandteilen der Zelle abgespalten. Er geht in der Blutflüssigkeit in Lösung; das Blut wird lackfarben, d. h. es ist im durchfallenden Licht hellrot, im auffallenden Lichte dunkel. Zunächst entsteht der Anschein, als ob alle Körperchen verschwunden wären, d. h. sich vollständig gelöst hätten. Läßt man aber eine Blutlösung, etwa durch 10 fache Verdünnung mit Wasser hergestellt, längere Zeit in der Kälte stehen, so sammelt sich allmählich auf dem Grunde eine kleine Menge eines graurötlichen Niederschlags, welcher im wesentlichen den farbstofffreien Rest der Körperchen (das sog. Stroma) darstellt. Der in Lösung gegangene Farbstoff wird als Oxyhämoglobin bezeichnet.

Statt durch Verdünnen mit Wasser kann man die Schädigung der Blutkörperchen und die Lösung des Farbstoffes auch dadurch bewirken, daß man zu dem Blute kleine Mengen Äther oder Chloroform hinzufügt. Gefrieren und Wiederauftauen des Blutes führt ebenfalls zum Ziele (Rollett, 1862, Sitzgsber. Wien. Akad. **46**, 65).

Je konzentrierter die Lösung des Farbstoffes ist, desto leichter scheidet er sich in kristallinischer Form ab, namentlich in der Kälte (Fig. 5 a. f. S.). Übrigens ist die Neigung zu kristallisieren bei verschiedenen Tierarten sehr verschieden groß. Leicht kristallisieren die Blutfarbstoffe des Meerschweinchens, des Eichhörnchens, der Ratte, der Maus, des Pferdes, während die des Menschen, des Hundes, Rindes und Schweines schwerer, der des Kaninchens sehr schwer zur Kristallisation zu bringen sind.

Die Kristallisierbarkeit des Oxyhämoglobins ermöglicht es dem Chemiker, den Farbstoff von den anderen Blutbestandteilen zu trennen

und Lösungen von bekanntem Gehalt herzustellen. Dies ist namentlich für die Lehre von der Atmung wichtig geworden.

Die Erkennung des Blutfarbstoffes und seine Unterscheidung von ähnlich aussehenden Farben ist für das unbewaffnete Auge eine schwierige, wenn überhaupt lösbare Aufgabe, da ihm die Fähigkeit zur Analyse von Mischfarben mangelt. Dagegen ist die spektrale Zerlegung des durchfallenden Lichtes ein äußerst scharfes Kennzeichen. Die Farbe einer Lösung ist bedingt durch die Schwächung, die das gemischte Licht in

Fig. 5. Oxyhämoglobinkristalle aus menschlichem Blute.

ihr erfährt. Zerlegt man mit Hilfe des Prismas das Licht nach dem Durchgange durch die Lösung in seine Bestandteile, so zeigt das farbige Band des Spektrums an den Stellen Unterbrechungen in Gestalt von dunklen Linien, Bändern oder Schatten, wo Strahlengattungen durch die Absorption geschwächt oder ganz ausgefallen sind. Es versteht sich dabei von selbst, daß die Absorptionserscheinungen nicht allein von der Natur des Farbstoffes, sondern auch von der Dicke der absorbierenden Schicht bezw. der Konzentration der Lösung abhängen.

Will man den Farbencharakter einer Blutlösung durch ihre absorbierenden Eigenschaften kennzeichnen, so wird man zunächst das gemischte weiße Licht mit Hilfe eines Prismas in seine Komponenten

auflösen. Man bringt dann vor den Spalt, der als Lichtquelle dient und dessen Bild in das farbige spektrale Band auseinander gezogen wird, die Blutlösung und findet im Spektrum bestimmte Farben ausgelöscht oder geschwächt. Verwendet man eine Lösung von arteriellem Blutrot oder Oxyhämoglobin, so erscheinen neben einer mehr oder weniger starken Verdunklung des kurzwelligen Teiles des Spektrums zwei Absorptionsbänder im Grün und Gelb, deren Breite und Intensität mit der Dicke oder Konzentration der absorbierenden Schicht wächst, so daß es schließlich zu einer Verschmelzung der beiden Bänder kommt. (Vgl. Fig. 6.)

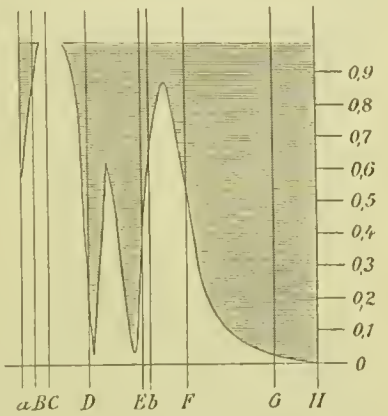


Fig. 6. Schematische Darstellung der Verdunklung des Spektrums durch eine Oxyhämoglobinlösung von steigendem Prozentgehalt. Nach Rollet, Handb. d. Physiol. IV, Leipzig 1880, S. 48.

Verwendet man statt des arteriellen Blutrots das venöse, so ist das Bild das gleiche; es läßt sich höchstens bei gleicher Konzentration eine Abschwächung der beiden erwähnten Absorptionsbänder konstatieren. Eine Änderung tritt nur dann ein, wenn die Entziehung des molekular oder loeker gebundenen Sauerstoffes eine vollständige oder fast vollständige wird, was sich u. a. durch Zusatz von Schwefelammonium zur Blutlösung erreichen läßt. Diese vollständig venöse Lösung des Blutrotes oder des Hämoglobins zeigt statt der zwei Absorptionsbänder nur ein einziges, in der Gegend des Gelbgrün gelegenes, das bei gleicher Konzentration der Lösung blasser ist als die beiden Bänder des Oxyhämoglobins. Schüttelt man die reduzierte Blutlösung mit Luft, so treten die beiden Bänder des Oxyhämoglobins wieder auf, um nach einiger Zeit infolge der neuerdings einsetzenden Reduktion von seiten des Schwefelammonium wieder zu verschwinden. Auf diese Weise kann der Wechsel wiederholt und somit gezeigt werden, daß es sich um einen Farbstoff handelt, dem Sauerstoff ebenso leicht zugeführt, wie wieder entzogen werden kann. Man spricht daher von einer lockeren Bindung des Sauerstoffes durch das Hämoglobin.

Eine braune Modifikation des Oxyhämoglobins entsteht sowohl innerhalb des Körpers infolge verschiedener Vergiftungen, als auch im Glase unter der Einwirkung von Kaliumpermanganat, Ferrizyankalium, Chloraten, Nitriten etc. und ist unter dem Namen Methämoglobin bekannt. Seine Absorption in neutraler Lösung ist durch die Verdunklung der kurzwelligen Spektralhälfte, blasse Bänder im Gelb, Grün und Blau

und ein stärkeres im Rot gekennzeichnet. Durch Zusatz von Schwefelammonium wird es in Hämoglobin bezw. Oxyhämoglobin übergeführt.

Es muß hervorgehoben werden, daß der im kreisenden Blute bezw. in den unveränderten Körperchen vorhandene Farbstoff nicht identisch sein kann mit dem Oxyhämoglobin und seinen eben besprochenen Modifikationen, obwohl er bei spektroskopischer Untersuchung die gleiche Absorption zeigt (Vierordt, 1875, Z. f. B. **11**, 188). Normales Blut enthält in 100 ccm etwa 15 g Hämoglobin. Da der Farbstoff ausschließlich den Körperchen zukommt, welche die Hälfte bis ein Drittel des Blutvolums ausmachen, so müßte sich das Hämoglobin in ihnen in einer Konzentration von 30 bis 45 Prozent vorfinden. So konzentrierte Lösungen sind nicht bekannt. Entweder befindet sich der Farbstoff in den Körperchen in einer besonderen, nicht näher bekannten Modifikation (Gamgee 1902, Proc. R. Soc. **70**, 79) oder er ist gebunden an Teile des Stromas. Die Annahme, daß er an das Lezithin gebunden ist (Hoppe-Seyler, 1889, Z. phl. C. **13**, 479) hat insofern eine gewisse Wahrscheinlichkeit, als durch fettlösende Mittel genau so wie durch Wasser eine Auslaugung des Farbstoffes aus den Körperchen veranlaßt wird. Ein weiterer Grund für obige Annahme liegt in der verschiedenen Art der Bindung des Sauerstoffs durch Hämoglobinlösungen und durch Blut. Auf diese Tatsache wird in der Lehre von der Atmung zurückzukommen sein.

Die Kristallisierbarkeit des Hämoglobins gestattet den Farbstoff von den übrigen Bestandteilen des Blutes zu trennen und in größerer Menge analysenrein darzustellen. Die bisher vorliegenden Untersuchungen ergeben für das Blut von Säugetieren folgende prozentische Werte:

C	54,1—54,7
H	7,0— 7,4
N	16,1—17,4
S	0,4— 0,7
O	20,1—21,4
Fe	0,3— 0,5

(Vgl. Abderhalden, Physiol. Chem. 2. Aufl. 1909, S. 736 und Röhmann, Biochemie 1909, S. 618).

Die Analysen zeigen zunächst, daß der Farbstoff zu etwa $^1/_5$ seines Gewichtes aus Sauerstoff besteht, der zu den unentbehrlichen Bestandteilen seines Moleküls gehört, also wohl zu unterscheiden ist von dem locker gebundenen Sauerstoff des Oxyhämoglobins, von dem mehrfach die Rede war. Die Mengen sind ganz verschiedene. 15 g Hämoglobin, die in 100 ccm Blut vorhanden sind, enthalten etwa 3 g Sauerstoff in fester Bindung. Bei vollständiger Sättigung mit Sauerstoff nimmt dieses Blut noch 20 ccm Sauerstoff oder 29 mg in lockerer Bindung auf. Fest und locker gebundener Sauerstoff verhalten sich somit wie 100 : 1.

Die elementare Zusammensetzung des Hämoglobins entspricht im allgemeinen der eines Eiweißkörpers, nur das Eisen ist ein dem Eiweiß fremdartiger Bestandteil. Oxyhämoglobin läßt sich durch starke Salzlösungen wie ein Eiweißkörper in reversibler Weise ausfällen, durch Hitze, Alkohol, Mineralsäuren in den unlöslichen oder denaturierten Zustand überführen. Letztere Veränderung führt zugleich zu einer Spaltung in einen farblosen Eiweißkörper, das Globin (vgl. F. N. Schulz, 1898, Z. phl. C. **24**, 456) und in eine farbige Komponente, die als Hämochromogen oder Hämatin bezeichnet wird, je nachdem Hämoglobin oder Oxyhämoglobin als Ausgangsmaterial gedient hat. Bei Gegenwart von Sauerstoff geht Hämochromogen in Hämatin über, wobei dieselbe Menge Sauerstoff aufgenommen wird, wie von dem Hämoglobin, aus dem das Hämochromogen entstanden ist. Durch reduzierende Mittel läßt sich dem Hämatin der Sauerstoff wieder entziehen.

Das Hämochromogen ist kristallisierbar (siehe die Anleitung dazu bei Kobert, Das Wirbeltierblut etc., Stuttgart 1901, S. 76 und bei Bürker, 1909, Münch. med. Woch. Nr. 3). Das Hämatin ist bisher nicht kristallisiert erhalten worden. Dagegen kristallisiert sehr leicht der Salzsäureester des Hämatins, das sog. Hämin, dessen Zusammensetzung nach Küster (1904, Z. phl. C. **40**, 391) und Siewert (1908, A. e. P. 58, 386) der Formel

$$C_{34}\ H_{33}\ N_4\ O_4\ Fe\ Cl$$

entspricht.

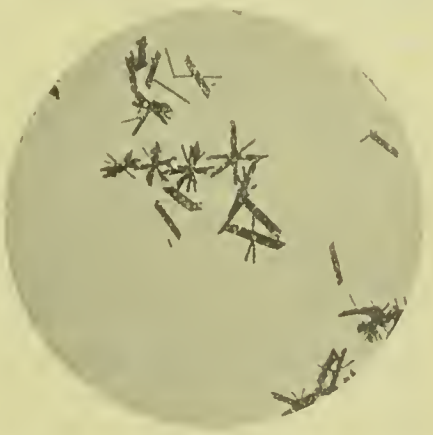


Fig. 7. Aus Eisessig kristallisiertes Hämin (Acethämin, Teichmannsche Kristalle). Vergr. 75. Nach Nencki u. Zaleski, Z. f. phl. C. 30. 1900, 423.

Die Kristalle des Hämins lassen sich schon aus den kleinsten Mengen trocknen Blutes durch Lösung in heissem Eisessig, unter Zusatz von etwas Kochsalz in Substanz, gewinnen, so dass diese Reaktion eine forensisch wertvolle Prüfung auf die Anwesenheit von Blutfarbstoff darstellt (Teichmannsche Kristalle). (Fig. 7.)

Die vorzügliche Kristallisierbarkeit des Hämins ist nicht nur von grosser gerichtlich-medizinischer Bedeutung sondern bietet auch einen guten Ausgangspunkt für die Untersuchungen der Konstitution des Blutfarbstoffes. In dieser Richtung ist festgestellt, dass sich das Eisen abspalten lässt, ohne dass der Rest die Eigenschaft eines Farbstoffes verliert. Durch Reduktion ist W. Küster (1906 Z. phl. C. **47**, 294) zum Hämopyrrol (Methyl-Propylpyrrol), durch Oxydation zu kristalli-

sierenden Säuren gelangt, die er als Hämatinsäuren bezeichnet. Diese Spaltungsprodukte seien hier nur deshalb erwähnt, weil Küster die Hämatinsäuren auch aus dem Farbstoff der Galle, dem Bilirubin, darstellen und dadurch die Verwandtschaft der beiden Farbstoffe, für welche zahlreiche experimentelle und klinische Beobachtungen sprechen, auf chemischem Wege sicherstellen konnte.

Sind die Erythrozyten ihres Farbstoffes verlustig gegangen, so haben sie den grössten Teil ihrer Masse (etwa 95%) eingebüsst und sind schwer nachweisbar. Durch geeignete Verfahrungsweisen lassen sie sich aber von den übrigen Bestandteilen des Blutes trennen und auf ihre Zusammensetzung untersuchen (Wooldridge A. f. P. 1881, 387; Pascucci 1905 Beitr. z. chem. P. & P. 6, 543). Sieht man von dem Aschengehalt ab, der weniger als 1% ausmacht, so besteht ein Dritte des trockenen Stromas aus in Chloroform und Äther löslichen Stoffen, unter welchen das Lezithin und andere ähnlich zusammengesetzte Phosphatide die Hauptmenge bilden, die anderen zwei Drittel aus Eiweiskörpern verschiedener Art, unter denen bisher ein Globulin und ein Nuklein gefunden worden sind.

Mit dem großen Reichtum des Stroma an Phosphatiden steht in guter Übereinstimmung die fehlende oder geringe Durchgängigkeit der Blutkörper für Salze und die angreifende Wirkung, welche Chloroform und andere fettlösende Mittel auf dieselben ausüben.

Von den mineralischen Bestandteilen der Blutkörper können bei der Untersuchung des Stromas nur jene aufgefunden werden, welche in irgend einer Weise an die organischen Bestandteile gebunden sind. Die gelösten Salze werden dem Stroma durch die zur Extraktion des Hämoglobins dienenden Lösungsmittel mit entzogen. Es bedarf zur Feststellung des vollen Salzgehaltes besonderer Verfahrungsarten, die weiter unten beschrieben werden sollen.

Die Bestimmung der Hämoglobinmenge, des Volums und der Zahl der Blutkörper.

1. Die Bestimmung der Hämoglobinmenge.

Die große Bedeutung, welche der Blutfarbstoff als Sauerstoffträger für die Atmung besitzt und die oft sehr auffälligen Veränderungen der Blutfarbe, die bei krankhaften Zuständen beobachtet werden, haben dazu geführt, Methoden auszubilden zur Bestimmung der Hämoglobinmenge in der Raumeinheit Blut. Hierbei wird die Verwendung möglichst kleiner Blutmengen vorausgesetzt.

Sehr genaue Bestimmungen können mit Hilfe der von Vierordt und Hüfner (1889, Z. f. phk. Ch. **3**, 562) konstruierten Spektrophotometer erzielt werden oder durch Herstellung der Farbengleichheit zwischen dem zu prüfenden Blute und einer Oxyhämoglobinlösung bekannten Gehaltes nach Hoppe-Seyler (1892, Z. f. phl. C. **16**, 505 und 1896, **21**, 461). Die Konzentration der letzteren Lösung wählt man zu 0,2 bis 0,3 % und verdünnt das Blut solange mit Wasser bis es im durchfallenden Licht bei gleicher Schichtdicke dieselbe Helligkeit und Sättigung zeigt.

Die Anfertigung von Hämoglobin-Lösungen bekannter Konzentration ist eine umständliche Arbeit, auch sind solche Lösungen wenig haltbar. Man ersetzt daher für den praktischen Gebrauch, wobei es nur auf relative Werte ankommt, die Hämoglobin-Lösungen durch künstliche Farben in Gestalt rotgefärbter Gläser (Verfahren von v. Fleischl und Miescher; vgl. Veillon, 1897, A. e. P. **39**, 385) oder durch Lösungen von Pikrokarmin (Verfahren von Gowers). Sahli, der dieses Verfahren verbesserte, hat später die Hämoglobinbestimmung noch durch eine Hämatinbestimmung ergänzt, wobei eine mit verdünnter Salzsäure hergestellte Blutlösung als Vergleichsfarbe dient (1902, Kongr, f. inn. Med. **20**, 230).

Unerwarteterweise hat sich herausgestellt, daß zwei Blutsorten, die in bezug auf ihren Hämoglobingehalt gleichwertig sind, es nicht auch in ihrem Hämatingehalt sein müssen (Inagaki, 1907, Z. f. P. **49**, 130; Gürber, Würzb. Sitzungsber. 1905 und 1906), worauf in der Lehre von der Atmung zurückzukommen sein wird.

Die absoluten Werte des Hämoglobingehaltes, die für das Blut gesunder Männer gefunden worden sind, schwanken zwischen 11 und fast 17 g in 100 cm^3 Blut (Vierordt, Tabellen, 3. Aufl., 1906, S. 220). Man nimmt 14—15 g als Normalwerte.

2. Das Volum der Körperchen.

Die Ausschleuderung der Blutkörper aus gleichen Blutmengen ist oben S. 18 benützt worden, um den Einfluß der Konzentration des Serums auf das Volum der Körperchen nachzuweisen. Das Verfahren liefert nur relative oder, wenn man so sagen will, Bruttowerte für das Volum, weil zwischen den Körperchen stets noch Serum zurückbleibt. In dem beschränkten Sinne ist seine Anwendung jedoch zulässig, weil nach einiger Zeit das Volum sich nicht mehr ändert, wenn die Zentrifuge in konstanter Umdrehungsgeschwindigkeit erhalten wird.

Soll die Volumbestimmung an menschlichem Blute ausgeführt werden, so kann man mit sehr kleinen Blutmengen auskommen, wenn man die Ausschleuderung in Röhrchen von wenigen Kubikmillimeter

Inhalt vornimmt (Gärtner, Berl. med. Woch. 1892, Nr. 36). Der Bluttropfen wird am besten durch Zusatz einer minimalen Menge Hirudin (s. u. S. 40) ungerinnbar gemacht.

Zur Bestimmung des wirklichen oder Nettovolums der Blutkörper haben M. und L. Bleibtreu folgendes Verfahren ausgearbeitet (1892, A. g. P. **51**, 151). Von 2 Proben desselben Blutes bleibt die eine unverdünnt, während die andere durch eine isotonische und indifferente Lösung (Kochsalz, Rohrzucker) in bekanntem Maße verdünnt wird. Aus beiden wird Serum abgeschieden und in diesem der Stickstoffgehalt nach Kjeldahl bestimmt. Da die Konzentration der Serumbestandteile der Verdünnung verkehrt proportional ist, ergibt sich die Beziehung

$$s : (s + z) = N_{s+z} : N_s.$$

In derselben sind das Zusatzvolum z sowie der Eiweißgehalt N_s des unverdünnten und N_{s+z} des verdünnten Blutes bekannt, so daß das unbekannte Serumvolum s berechnet werden kann. Das Verfahren kann nur dann brauchbare Werte geben, wenn die zugesetzte Lösung das Volum der Körperchen ungeändert läßt, wovon man sich vorher zu überzeugen hat.

Die spärlichen bisher vorliegenden Versuche machen für den normalen Menschen ein Körperchenvolum von 40 % des Gesamtblutes wahrscheinlich.

3. Zählung der Blutkörper.

Zur Zählung der Blutkörper soll eine möglichst kleine Blutmenge ausreichend sein; dieselbe muß stark verdünnt werden, weil in dem unverdünnten Blute die Blutkörper zu dicht gedrängt sind. Zur Mischung dient die sog. Mischpipette, bestehend aus einem sehr engen Rohr von etwa 20 mm^3 Rauminhalt und aus einer darangeblasenen Hohlkugel von dem hundertfachen Rauminhalt des Röhrchens. Zieht man Blut in die enge Röhre auf und saugt eine Salzlösung nach, bis Röhrchen und Kugel mit Flüssigkeit gefüllt sind, so hat man im Röhrchen nur Salzlösung, in der Kugel dagegen eine hundertfach verdünnte Blutmischung, mit welcher nun die Zählkammer beschickt wird.

Letztere ist am Boden in Felder von 1/400 mm^2 geteilt; die Höhe der Kammer beträgt 0,1 mm. Über jedem Felde erhebt sich sonach ein Flüssigkeitsprisma von 1/4000 mm^3. Die Blutkörper dieses Raumteils senken sich auf den Boden der Kammer und können leicht gezählt werden. Man zählt 100 Felder aus, zieht das Mittel und erhält durch Multiplikation mit 4000 und dem Verdünnungsgrad die Zahl der Blutkörper in der Volumeinheit, hier dem mm^3 des unverdünnten Blutes.

Das wichtigste Resultat dieser Zählungen, welche in außerordentlich großer Zahl ausgeführt worden sind, ist die erstaunliche Konstanz des fraglichen Wertes. Trotzdem beständig rote Blutkörper zugrunde gehen — aus dem Hämoglobin entsteht der Farbstoff der Galle — trotzdem kleinere oder größere Blutverluste häufig, beim Weibe periodisch eintreten, findet man doch während der Dauer des Lebens nur geringe Abweichungen von dem normalen Werte, der zu 4,5—5 Millionen im mm^3 angenommen werden kann. Physiologische Abweichungen sind: Die Vergrößerung der Zahl beim Neugeborenen, welche indessen nur wenige Tage anhält und um so bedeutender zu sein scheint, je später die Abnabelung erfolgt (vgl. Vierordt, Tabellen, Jena 1906, S. 209); die Verminderung der Zahl im hohen Alter; die Verminderung der Zahl während der Verdauung und ihre Erhöhung infolge Wasserverlustes (z. B. nach Schwitzen, Diurese oder Diarrhöe). Da die letztgenannten Zustände zu einer Eindickung des Blutes, die Resorption im Darme zu einer Verdünnung desselben führt, so sind die erwähnten Beobachtungen verständlich.

Stärkere Blutverluste, z. B. Aderlässe, führen zu einer Verminderung der Zahl der Blutkörper, weil das im Körper zurückbleibende Blut durch die zuströmende körperchenfreie Gewebsflüssigkeit verdünnt wird. Auf diesem Wege wird die verlorene Blutflüssigkeit rasch wieder ersetzt, während die körperlichen Elemente erst nach 2—3 Wochen wieder in normaler Zahl zu finden sind. Die Neubildung derselben äußert sich in dem Auftreten kernhaltiger roter Blutkörper und in Veränderungen im Knochenmark (vgl. Krehl, Pathol. Physiologie, Leipzig 1898, 133).

Eine merkwürdige und noch nicht erklärte Änderung in der Zahl der roten Blutkörper tritt bei Wechsel des Wohnortes auf, wenn damit eine Änderung der Höhenlage verknüpft ist. Je höher über dem Meeresniveau, desto größer die Zahl der Blutkörper, die in sehr hohen Lagen auf 8 Millionen und darüber steigen kann. Hält man Tiere einige Wochen unter vermindertem Luftdruck, so tritt ebenfalls Vermehrung der Erythrozyten und des Hämoglobins in der Raumeinheit des Blutes ein; zugleich steigt aber auch der gesamte Hämoglobingehalt des Tieres und die Blutmenge (Jaquet, 1902, A. e. P. **45**, 1).

Zur Zählung der weißen Blutkörper, welche in geringer Zahl im Blute vorhanden sind, wählt man eine geringere Verdünnung und zweckmäßig eine Zusatzflüssigkeit, welche die Erythrozyten unsichtbar macht, die Kerne der Leukozyten dagegen deutlich hervorhebt, z. B. Essigsäure $^1/_3\%$. Sehr große Konstanz der Zählresultate ist hier nicht zu erwarten, da diese Zellen leicht aus dem Blute in die Gewebe austreten und infolge ihrer Neigung an den Gefäßwänden zu haften, nicht so gleichmäßig im Blute verteilt sein können wie die

roten. Im nüchternen Zustande sind 5000—6000 Leukozyten im mm^3 Blut als normaler Wert zu betrachten (Arneth, Diagnose und Therapie der Anämien, Würzburg 1907, S. 17). Von diesen sind etwa 70 % protoplasmareiche, feinkörnige Zellen mit gelapptem Kern, 25 % Lymphozyten und 5 % andersartige Zellen.

Tritt eine Vermehrung ihrer Zahl ein, so spricht man von Leukozytose und unterscheidet eine physiologische, vorübergehende und in engen Grenzen bleibende von der pathologischen. Physiologisch ist die Vermehrung der Leukozyten infolge der Verdauung und der Schwangerschaft. Auch starke Muskelanstrengungen führen zur Leukozytose. Die Vermehrung der Leukozyten scheint bei der Abwehr der Infektionen eine wichtige Rolle zu spielen (vgl. Krehl Pathologische Physiologie, Leipzig 1906, 163, ferner Nößke und Friedrich, 1900, Z. f. Chirurgie **55**, 211). Sie tritt bei manchen Krankheiten, wie z. B. der Pneumonie, so regelmäßig auf, daß sie zum Bilde der Krankheit gehört. Bei anderen Infektionen, wie Typhus und Tuberkulose, fehlt sie oder macht sogar einer Verminderung (Hypoleukozytose) Platz. Zuweilen werden enorme Vermehrungen der Leukozyten unter gleichzeitigem Überwiegen der Lymphozyten beobachtet und man spricht sodann von Leukämie. Vermehrungen bis 3 ja 5.10^5 im mm^3 sind beobachtet.

Sehr schwankende Zahlen sind für die Blutplättchen oder Thrombozyten gefunden worden, was bei der Vergänglichkeit dieser Gebilde nicht wunder nehmen kann. Brodie und Russel (1897, J. of P. **21**, 390) geben die hohe Zahl von 600 000 im mm^3; Helber (1904, D. A. f. klin. Med. **81**, 316) 200 000 bis 250 000. Physiologische Thrombozytosen sind bisher nicht bekannt.

Das Zahlenverhältnis zwischen Leukozyten (L), Thrombozyten (T) und Erythrozyten (E) in der Raumeinheit Blut stellt sich somit wie folgt:

$$L : T : E = 1 : 100 \text{ (Brodie \& Russel)} : 900$$
$$\text{oder} \quad = 1 : 40 \quad \text{(Helber)} \quad : 900$$

Zahl, Volum und Hämoglobingehalt der Erythrozyten stehen zu einander nicht in festen Beziehungen, sondern sind unabhängig von einander veränderlich. So ist die oben erwähnte nach einem Aderlaß auftretende Verminderung der Zahl der Erythrozyten in der Raumeinheit Blut in der Regel begleitet von einem noch stärkeren Absinken des Hämoglobingehaltes und des Volums der Körperchen und entgegengesetzte Änderungen sind während der Zeit der Neubildung des verlorenen Blutes beobachtet (Inagaki, 1907, Z. f. B. **49**, 77). Als Beispiel für die Änderung des Volums ohne Änderung der Zahl oder des Hämoglobingehaltes sei angeführt die Quellung bezw. Schrumpfung, welche die Blutkörper in nicht isotonischen Lösungen erfahren. Über entsprechende pathol. Erfahrungen vgl. man Krehl, Pathol. Physiologie 1906, S. 128 ff.

Aus den erwähnten Beobachtungen folgt, daß die beschriebenen drei Methoden sich nicht gegenseitig vertreten können, vielmehr jede von ihnen einen selbständigen Wert besitzt.

Die Blutflüssigkeit.

Die Untersuchung der Blutflüssigkeit beginnt am besten mit dem Serum, weil dieses leichter zu gewinnen und in unverändertem Zustande zu erhalten ist, als das Plasma.

Das Serum ist meist eine klare, gelblich gefärbte, beim Schütteln stark schäumende, beim Eintrocknen klebrige Flüssigkeit, die neutral oder schwach alkalisch reagiert. Auf dem Wasserbade eingedampft gerinnt es wie Hühnereiweiß zu einer Gallerte und trocknet schließlich zu einer spröden, gummiartigen Masse ein, die 8—9 % seines Gewichtes ausmacht. Auf dem Platinblech erhitzt, verkohlt der Trockenrückstand unter Ausstoßung von Dämpfen, die nach verbranntem Horn riechen. Nach vollständiger Verbrennung verbleibt eine nicht unbeträchtliche Aschenmenge von etwa 1 %. Aus diesen Erfahrungen folgt, daß das Serum eine eiweißreiche, salzhaltige Lösung darstellt.

Fig. 8. Gürbers kristallisiertes Serumalbumin vom Pferde.

Wendet man eiweißfällende Mittel mit Vorsicht an, so bemerkt man, daß das Unlöslichwerden des Eiweißes schrittweise stattfindet, sog. fraktionierte Fällung. So fallen z. B. beim Erhitzen die Eiweißstoffe des Serums nicht bei einer Temperatur, sondern bei verschiedenen aus (vgl. Halliburton, 1884, J. of. P. 5, 152 und 1886, 7, 319).

Ein viel besseres Mittel zur Trennung der Eiweißkörper des Serums ist die fraktionierte Ausfällung durch konzentrierte Salzlösungen, insbesondere eine konzentrierte Lösung von Ammoniumsulfat. Vermischt man gleiche Volumina Serum und kaltgesättigte Ammonsulfatlösung, so erhält man einen voluminösen Eiweißniederschlag von Serumglobulin, dessen Filtrat bei neuem Zusatz der Salzlösung zunächst klar bleibt. (Hofmeister und Kauder, 1886, A. e. P. 20, 411). Wird jedoch mit dem Zusatz fortgefahren, oder noch besser verdünnte Schwefel-

säure oder Essigsäure zugegeben, bis die Trübung nicht mehr verschwindet so scheiden sich beim Stehen, am leichtesten in Pferdeserum, nadel- oder büschelförmige Kristalle aus. Umkristallisiert können sie bis 1 mm lang werden und wie Bergkristalle die Form von sechsseitigen Prismen mit aufgesetzter Pyramide zeigen (Fig. 8). (Gürber, Würzb. Sitzungsber. 1894, Miehel, 1895, Würzb. Verh. N. F. 29, Inagaki, 1906, ebenda 38). Zur vollständigen Ausfällung der zweiten Eiweißfraktion, welche das Serumalbumin enthält, muß das Filtrat des Serumglobulins mit dem 4 fachen Volum der konzentrierten Ammonsulfatlösung versetzt werden.

Serumglobulin und Serumalbumin zeigen die allgemeinen Fällungs- und Färbungsreaktionen der Eiweißkörper und besitzen die denselben eigentümliche elementare Zusammensetzung. Sie sind phosphorfrei, aber schwefelhaltig. In ihren hydrolytischen Spaltungsprodukten, die von Abderhalden untersucht worden sind und bisher nur zu einem kleinen Teil isoliert werden konnten (1903, Z. ph. C. 37, 495; 1905, ebenda 44, 17) sind sie sehr ähnlich, doch ist hervorzuheben, daß das Serumalbumin kein Glykokoll enthält und daß es reicher an Cystin ist als das Serumglobulin.

Serumglobulin und Serumalbumin haben sich in dem Blutserum und dem Blutplasma aller bisher darauf untersuchten Wirbeltiere vorgefunden, aber in sehr verschiedener absoluter wie relativer Menge. Nach Halliburton (1878, J. of P. 7, 321) enthalten die Sera die in nachstehender Tabelle zusammengestellten prozentischen Mengen von Eiweiß, Serumglobulin und Serumalbumin.

	Eiweiß	Serum-globulin	Serum-albumin
Mensch	7,62	3,10	4,52
Pferd	7,25	4,56	2,69
Rind	7,50	4,17	3,33
Kaninchen	6,22	1,79	4,43
Taube	5,01	1,32	3,69
Huhn	4,14	2,90	1,24
Schlange	5,32	4,95	0,37
Frosch	2,54	2,18	0,36

Die von einigen Beobachtern angegebene Vergrößerung des Eiweißquotienten $\frac{\text{Serumglobulin}}{\text{Serumalbumin}}$ im Hunger ist von anderen nicht bestätigt worden (Halliburton Textb. of Phys. 1898, I, 162). Dagegen hat der Aderlaß nicht nur eine Verringerung der gesamten Eiweißmenge zur Folge, sondern auch eine Verkleinerung des Eiweißquotienten (Inagaki, 1907, Z. f. B. 49, 171).

Die als Serumglobulin und Serumalbumin bezeichneten Eiweißfällungen sind allem Anschein nach nicht einheitlich. Mit dem Serumglobulin fällt ein phosphorhaltiges Proteid aus (Liebermeister, 1906, B. z. chem. P. 8, 439) und die Globulinfraktion läßt sich in mindestens zwei Teile trennen (vgl. Oppenheimer, Handb. d. Biochemie 1908, 2, II, 73). Ähnliches gilt für die Fraktion des Serumalbumins.

Neben den Eiweißkörpern finden sich im Serum noch andere Stoffe organischer Natur, wenn auch in geringerer Menge. Von den Spaltungsprodukten des Eiweiß ist die Anwesenheit von Glykokoll und wahrscheinlich noch anderer Aminosäuren nachgewiesen (Bingel, 1908, Z. phl. C. 57, 382; Howell, 1906, Am. J. of P. 17, 273). Durch Fett in emulgierter Form wird das Serum sehr häufig getrübt, während einer Verdauungsperiode bis zu milchigem Aussehen. Neben den gewöhnlichen Neutralfetten findet man im Serum auch Cholesterin, wahrscheinlich in Form des Cholesterinesters der Fettsäuren (Hürthle, 1895, Z. phl. C. 21, 331). Die Kohlehydrate sind vertreten durch Traubenzucker, der ein ständiger Bestandteil des Blutes in der Konzentration von 1—2 p. m. ist; zuweilen durch Rohrzucker, wenn solcher in reichlicher Menge in der Nahrung eingeführt wird, und durch Milchzucker, der sich während der Laktationsperiode des Weibes im Blute findet. Als Zersetzungsprodukt der Kohlehydrate ist die Milchsäure aufzufassen, die sich zuweilen in erheblicher Menge im Blute nachweisen läßt. Als Zersetzungsprodukte der Eiweißkörper sind hier anzuführen: Vor allem der Harnstoff, das ihm nahestehende Kreatin (bezw. dessen Laktam, das Kreatinin), das als Bestandteil der Muskeln bekannt ist, Karbaminsäure, Harnsäure u. a., alle in sehr geringer Konzentration, z. B. Harnstoff in einer Menge von etwa $^1/_{20}\%$.

Da jeder Stoff, der in den Körper gelangt und dort verwendet, umgesetzt oder unverändert wieder ausgeschieden wird, als solcher oder in seinen Umwandlungs- und Zersetzungsprodukten einmal Bestandteil des Blutes werden muß, so ist die Zahl der möglichen zeitweiligen Bestandteile des Serums außerordentlich groß.

Unbekannt nach Beschaffenheit und Menge sind jene Stoffe, die dem Blutserum und dem Vollblute eine Reihe höchst wichtiger Wirkungen verleihen, wie die Abwehr von bakteriellen Infektionen, die Unschädlichmachung von Giften, die Zerstörung fremder Zellen, die Ausfällung von fremdem Eiweiß u. a. m. Man vgl. hierzu Abderhalden, Lehrb. d. physiol. Chemie 1909, S. 916.

Eine besondere Besprechung verdienen noch die Salze des Serums und die zweckmäßig gleich mit zu erwähnenden der Blutkörper. Zur Abtrennung derselben von den organischen Bestandteilen stehen zwei Wege offen: Veraschung und Dialyse. Die Veraschung

des Trockenrückstandes von Serum oder Blutkörpern gibt für Schwefelsäure, Phosphorsäure und Kohlensäure zu hohe Werte. Der Schwefel des Eiweißes wird zu Schwefelsäure, der Kohlenstoff der organischen Verbindungen zu Kohlensäure verbrannt. Die Phosphorsäure der Phosphatide und der Nukleine erscheint als solche in der Asche.

Die Dialyse anderseits führt zu keiner vollständigen Trennung der organischen und anorganischen Stoffe, weil ein Teil der ersteren, wie Zucker- und Harnstoff, die Membran durchwandern. Ihre Masse ist jedoch sehr gering, so daß sie den weiteren Gang der Analyse nicht beeinträchtigen.

Am lehrreichsten ist es, beide Methoden zu verwenden und die Ergebnisse zu vergleichen.

Für menschliches Blut liegen Aschenanalysen von C. Schmidt vor, sie ergaben für Serum bezw. Körperchen folgende Zahlen (vgl. Bunge, Lehrb. d. physiolog. Chemie, Leipzig 1894, S. 223):

In 1000 gr Serum sind enthalten:		In 1000 gr Blutkörperchen sind enthalten:	
	gr		gr
Chlor	3,565	Chlor	1,750
Schwefelsäure	0,130	Schwefelsäure	0,061
Phosphorsäure	0,146	Phosphorsäure	1,355
Kalium	0,317	Kalium	3,091
Natrium	3,438	Natrium	0,470

Wie eine Betrachtung dieser Zahlen ergibt, ist die Menge der Säuren derjenigen der Basen nicht äquivalent. Im NaCl verhalten sich Na zu Cl wie 23 zu 35,5 oder ungefähr wie 2 zu 3, während im Serum fast ebensoviel Na wie Cl vorhanden ist. Die starke Alkaleszenz, die man demgemäß im Blute erwarten sollte, fehlt indessen, offenbar, weil die Basen durch andere Säuren gesättigt sind. Die durch die Aschenanalyse nachgewiesenen Mengen von Schwefelsäure und Phosphorsäure reichen hierzu nicht aus, um so weniger als ihr freies Vorkommen im Serum nach dem oben Ausgeführten zweifelhaft bleibt. Die fehlende Säure muß Kohlensäure sein, die im Körper stets reichlich zur Verfügung steht. Berücksichtigt man, daß Natrium, Chlor und Kohlensäure vorherrschen, so läßt sich das Serum in bezug auf seine mineralischen Bestandteile im wesentlichen auffassen als eine Lösung von NaCl, Na_2CO_3 und $NaHCO_3$ wozu zu bemerken ist, daß das saure Karbonat überwiegen wird, solange nicht die Kohlensäurespannung auf sehr niedere Werte sinkt. Daß das Serum primäres oder saures Natriumkarbonat enthält, zeigt folgender einfache Versuch: Neutrales Lakmuspapier wird durch Serum nur sehr wenig gebläut; an der Luft dunkelt aber die Farbe nach, weil bei dem

Abdunsten der Kohlensäure das stärker alkalisch reagierende sekundäre Salz entsteht.

Dialysate des Serums sind von Gürber (Würzb. Verh. 1894; Würzb. Sitzgsber. 1895) auf ihren Salzgehalt untersucht worden. Da sich seine Analysen auf das Pferdeserum beziehen, so sind sie mit denen von C. Sehmidt nicht ohne weiteres vergleichbar. Es sei nur angeführt, daß er für die elektropositiven Bestandteile ähnliche Werte fand wie C. Sehmidt; unter den elektronegativen tritt die Schwefelsäure sehr zurück, Phosphorsäure ist nur in Spuren vorhanden. Die Anwesenheit saurer Karbonate konnte direkt nachgewiesen werden.

Weitere Aufschlüsse gaben Gürbers Untersuchungen dadurch, daß er die Analysen der Dialysate mit denen der Aschen verglich. Hierbei ergab sich für die einzelnen mineralischen Bestandteile des Serums teilweise ein gegensätzliches Verhalten. Während das Chlor sich verhält wie ein frei in Lösung befindlicher Körper, so daß beide Analysen identische Resultate ergeben, gilt dies nicht für das Na und Ca. Für diese ergibt die Aschenanalyse höhere Werte als die Dialyse. Das Verhalten der geringen im Serum enthaltenen Menge von K ist noch nicht untersucht.

Es ist bekannt, daß beim Sättigen mit Kohlensäure das Blut stärker alkalisch wird. Diese von Zuntz (Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1867) zuerst gefundene Tatsache wurde aufgefaßt als der Ausdruck des Übertrittes von Alkali aus den Blutkörperchen in das Serum. Gürber fand indessen die Zunahme der Alkaleszenz auch dann, wenn die Kohlensäure in das von den Körperchen getrennte Serum eingeleitet wird; gleichzeitig verschwindet der Unterschied zwischen den Ergebnissen der beiden Analysen. Man muß annehmen, daß im kohlensäurearmen Serum ein Teil des Na und Ca an die Eiweißkörper gebunden ist, die in diesem Falle die Rolle schwacher Säuren spielen und daß die Kohlensäure diese Bindung spaltet. Außerdem findet bei der Sättigung des Serums mit CO_2 noch eine Verschiebung der H_2SO_4 statt, da diese hinterher in größerer Menge im Dialysat erscheint. Die Bindung der Alkalien an die Eiweißkörper des Blutes kann aufgefaßt werden als eine Einrichtung, durch die das Blut befähigt wird, wechselnde Mengen von Kohlensäure ohne Änderung seiner Alkaleszenz aufzunehmen.

Noch verwickelter gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Sättigung mit CO_2 nicht am Serum, sondern am Gesamtblut vorgenommen wird. Das Serum wird, wie schon Nasse beobachtete, ärmer an Chlor, die Blutkörperchen daran reicher. Ferner findet eine Konzentrationserhöhung im Serum durch Übertritt von Wasser aus demselben in die Blutkörperchen statt, wobei dieselben ihr Volum deutlich vergrößern (Gürber, Würzb. Ber. u. Verh. 1895, Petry, 1902, B. z. ch. P. 3, 247).

Eine Bestimmung der Salze der Blutkörper auf dem Wege der Dialyse ist ebenfalls von Gürber (Habilitationsschrift, Würzburg 1904)

unternommen worden. Zur Entfernung des Serums diente isotonische Rohrzuckerlösung, das Blut war Pferdeblut. Der Versuch hatte mit verschiedenen hier nicht näher zu beschreibenden Schwierigkeiten zu kämpfen, so daß er nicht vollständig durchgeführt werden konnte. Die Befunde von C. Schmidt (s. oben) wurden im allgemeinen bestätigt, d. h. das überwiegende Kation ist nicht Natrium sondern Kalium, das überwiegende Anion Chlor. Der Vergleich zwischen Dialysat und Asche zeigte, daß ein erheblicher Teil des Kaliums und der größte Teil der Phosphorsäure nicht dissoziiert oder in anorganischer Bindung vorhanden sind, sondern an nicht dialysierende Stoffe gebunden, die Phosphorsäure wahrscheinlich an das Hämoglobin (Hämochrom). Die Versuche ergaben weiter, daß die Blutkörper nicht nur für CO_2 und Chlor bezw. Salzsäure, sondern auch für Kalium und Natrium nicht dicht sind, eine Beobachtung, die in letzter Zeit von Bang bestätigt und erweitert worden ist (1909, Bioch. Z. **16**, 255). Aus diesen Erfahrungen muß gefolgert werden, daß die Verschiedenheit der Salzbestandteile in den Blutkörpern und im Serum nicht durch die Undurchgängigkeit der ersteren, sondern durch auswählende Eigenschaften gewährleistet sein muß.

Das Blutplasma und die Blutgerinnung.

Es ist auf S. 16 gezeigt worden, daß die Ausscheidung des Fibrins aus dem Plasma erfolgt und daß die Blutkörper an der Bildung des Blutkuchens nur insofern beteiligt sind, als sie von dem dichten Netze feiner Fasern, aus denen das Fibrin besteht, eingesponnen werden. Das Plasma enthält in Lösung einen Stoff, aus dem das Fibrin entsteht und der deshalb den Namen Fibrinogen erhalten hat. Der Stoff, der sich übrigens in verhältnismäßig geringer Menge (bis zu 1 %) im Plasma findet, ist ein Eiweißkörper, der dem Serumglobulin verwandt ist, sich von ihm aber durch leichtere Aussalzbarkeit und eine niedrigere Gerinnungstemperatur unterscheidet. Während der Niederschlag, den starke Salzlösungen in Fibrinogenlösungen hervorrufen, beim Verdünnen mit Wasser wieder verschwindet, ein Verhalten, das zur Trennung des Fibrinogens von den übrigen Plasmabestandteilen benützt worden ist (Hammarsten, 1879, A. g. P. **19**, 563), kann die Ausscheidung des Fibrins nicht wieder rückgängig gemacht werden. Es handelt sich also hier um die Umwandlung oder Denaturierung des Fibrinogens.

Fibrinogenlösungen gerinnen unter Ausscheidung von Fibrin, wenn ihnen etwas Serum oder Blutkuchen zugesetzt wird. Der Vorgang hat die Eigenschaften eines fermentativen Prozesses insofern, als mit einem sehr geringen Zusatz eine große Menge Fibrinogen zur Gerinnung ge-

braeht werden kann, als die gerinnungserzeugende Wirkung auf stets neue Fibrinogenlösungen übertragbar oder überimpfbar ist, und sie dureh Erhitzen auf 100° erliseht. Eine Isolierung des wirksamen Stoffes, der unter dem Namen Fibrinferment, Thrombin oder Thrombase bekannt ist, steht noeh aus; seine ehemisehe Natur ist daher unbekannt. Über die Darstellung fermentreieher Blutextrakte vgl. Alex. Sehmidt, Zur Lehre von den fermentativen Gerinnungserseheinungen, Dorpat, 1876.

Da das Fibrinogen im kreisenden Blut vorhanden ist, fehlt zur Einleitung der Gerinnung nur das Thrombin. Der Anstoß zur Entstehung desselben seheint von den Zellen des Blutes auszugehen, sei es, daß diese zerfallen oder wirksame Stoffe abseheiden. Am ausgesehleuderten Eisblute läßt sieh beobaehten, daß die Gerinnung in den tiefsten Teilen der Plasmasehieht beginnt, wo sieh die Anhäufung der ungefärbten Formelemente befindet. Während man in früherer Zeit ausseliließlieh die Leukozyten für diese Wirkung verantwortlieh maehte, wird sie gegenwärtig, wo die Unbeständigkeit der Blutplättehen bekannt ist, vorwiegend diesen zugesehrieben (Bürker, 1904, A. g. P. **102**, 36; Meves, 1906, A. f. m. A. **68**, 311). Gegen ihre aussehließliehe Beteiligung spricht der Umstand, daß die Lymphe gerinnt, obwohl in ihr Blutplättehen fehlen.

Für das Aderlaßblut liegt die Veranlassung zur Gerinnung hauptsäehlieh in der Berührung mit dem Glase, das Alkali abgibt und dadureh die Zellen des Blutes sehädigt. Fängt man Blut in paraffinierten Gefäßen auf, so wird die Gerinnung sehr stark verzögert (Bordet und Gengou, 1904, Ann. Inst. Pasteur **18**). Der flüssige Zustand des kreisenden Blutes muß demnaeh in erster Linie auf die Abwesenheit soleher Sehädigungen bezogen werden. Diese Erklärung ist jedoeh nicht ausreiehend, weil sieh gezeigt hat, daß die Infusion von Lösungen, die wirksames Thrombin enthalten, nieht oder nur ausnahmsweise zur intravaskulären Gerinnung führt. Der Organismus (die Gefäßwand?) muß demnaeh die Fähigkeit besitzen, kleine Mengen gerinnungsfördernder Stoffe unsehädlieh zu maehen. Diese Reaktion kann sogar so weit gehen, daß infolge eines solehen Eingriffes das Blut sehwer gerinnbar oder ungerinnbar wird (sog. negative Phase, Antithrombinbildung).

Wirksamer als Thrombin enthaltende Flüssigkeiten sind Extrakte von Geweben (Wooldridge, die Gerinnung des Blutes, Leipzig 1891). Dureh sie können ausgedehnte intravaskuläre Gerinnungen und damit der Tod des Tieres herbeigeführt werden. Hierzu bedarf es aber nieht zu kleiner Mengen des Extraktes und raseher Infusion. Kleine Mengen oder langsame Infusion führen aueh hier zum entgegengesetzten Erfolg, d. h. zur Verminderung oder Aufhebung der Gerinnung im Aderlaßblut. Die Erseheinung ist als eine Reaktion des Organismus auf den Eingriff aufzufassen.

Die Gewebsextrakte sind indessen nicht identisch mit dem Thrombin. Es geht dies aus der Erfahrung hervor, daß sie reine Fibrinogenlösungen nicht zur Gerinnung bringen können; sie sind auch ohne Wirkung auf das Oxalatplasma (s. u.). Morawitz (1903, B. z. chem. P. 4, 381) und Fuld und Spiro (1904, ebenda, 5, 171) nehmen daher an, daß der bei der Gerinnung des Vollblutes wirksame Bestandteil der Gewebsextrakte nur eine Komponente des Thrombins darstellt, die sie als Thrombokinase bezeichnen, während eine zweite Komponente, das Thrombogen, nach ihnen im Plasma vorgebildet ist. Zur Entstehung des Thrombins ist aber noch ein Drittes erforderlich, nämlich die Anwesenheit löslicher Kalksalze, wie von Arthus und Pages (1890, J. de phys. 22, 739) zuerst gezeigt worden ist.

Das verwickelte Ineinandergreifen verschiedener Stoffe, das nach den erwähnten Untersuchungen zum Zustandekommen der Blutgerinnung erforderlich ist, läßt verstehen, daß die letztere auf verschiedene Weise gestört oder verhindert werden kann. Die verzögernde Wirkung der Abkühlung des Blutes läßt sich verstehen aus der Verlangsamung der chemischen Prozesse (Schädigung der Blutzellen), die der Bildung der Thrombokinase vorhergehen. Die gerinnungswidrige Wirkung der Oxalate, Fluoride und Zitrate der Alkalien beruht in der Ausfällung des Kalkes, der zur Bildung des Thrombins unerläßlich ist. Die Gerinnungshemmung durch starke Neutralsalzlösungen ist wahrscheinlich auch bedingt durch die Konkurrenz derselben mit dem Kalke um die sauren Affinitäten der Eiweißkörper. Die Aufhebung der Blutgerinnung durch Extrakte des Blutegels, insbesondere durch das Hirudin, ist wohl als eine antifermentative Wirkung aufzufassen. Das Hirudin entfaltet seine Wirkung auch im lebenden Körper. Ähnlich demselben wirken manche Schlangengifte (Ch. J. Martin, 1893, J. of P. 15, 380).

Die Blutmenge des Körpers.

Die bisherigen Angaben über die Konzentration chemischer Bestandteile des Blutes, über Zahl und Volum der zelligen Elemente und dgl. mehr, bezogen sich auf die Raumeinheit des Blutes. Es bleibt die Frage, wie groß die Menge des Blutes im lebenden Körper ist.

Ältere Bestimmungen, die an Leichen ausgeführt wurden und auf möglichste Ausspülung und Auslaugung des Blutes aus den Geweben ausgingen, wobei die erhaltene Lösung mit einer Blutprobe bekannter Verdünnung verglichen wurde, ergaben 7,1 bis 7,7 % des Körpergewichts (Bischoff, Z. f. w. Zool. 1856, 7, 331 und 1857, 9, 65). In neuerer Zeit hat Kottmann an 3 gesunden Männern die Zahlen 8,7, 8,7 und 7,9, an einer Frau 7,7 % des Körpergewichts gefunden. Er berechnet dasselbe

aus dem Volum der Blutkörper vor und nach einer Infusion von 300 cm_3 einer isotonischen Kochsalzlösung. Da die infundierte Lösung zweifellos zum Teil in die Gewebe übertritt, so muß das Verfahren zu hohe Werte ergeben.

Endlich haben Haldane und Smith (1900, J. of P. 25, 331) in Anlehnung an ein von Grehant und Quinquaud angegebenes Verfahren, aber unter wesentlicher Verbesserung desselben, die Blutmenge bestimmt, indem sie eine gemessene Menge CO-Gas von der Versuchsperson einatmen ließen und nach eingetretener gleichmäßiger Verteilung im Blute den Sättigungsgrad des Blutes an diesem Gase bestimmten. Da die Kapazität des Blutes für dieses Gas bekannt ist, läßt sich die gesamte Blutmenge in einfacher Weise berechnen. Sie fanden dieselbe in zahlreichen Versuchen zwischen 3,34 und 6,27 % im Mittel zu 4,78 oder rund 5 %. Die Werte liegen wesentlich tiefer als die älteren, oben mitgeteilten, sie sind aber sicherer, weil das Kohlenoxyd, wie später noch zu besprechen sein wird, so fest an das Hämoglobin des Blutes gebunden wird, daß eine nennenswerte Diffusion in die Gewebe ausgeschlossen ist.

Dritter Teil.

Die Arbeit des Herzens.

Die Blutbewegung geschieht im allgemeinen in geschlossenen Bahnen, den Blutgefäßen, deren genauere Abgrenzung für manche Organe, wie Milz oder Knochenmark noch aussteht. Wie dieselbe aber auch beschaffen sein mag, es muß immer möglich sein für jede Entfernung vom Herzen die Querschnitte aller Einzelgefäße zu einem Gesamtquerschnitt zusammen zu legen, wodurch das ganze Gefäßsystem des großen und ebenso des kleinen Kreislaufs, zu je einem einzigen Rohre reduziert wird. Durch vielfache Messungen ist festgestellt, daß die Querschnittssumme von den Arterien nach den Kapillaren zu wächst, von dort gegen die Venen wieder abnimmt, so daß schließlich die beiden Venae cavae im Niveau ihres Eintrittes in den rechten Vorhof einen Gesamtquerschnitt aufweisen, der nicht viel größer ist als der der Aorta. Im allgemeinen wird sich demnach zu jedem venösen Gesamtquerschnitt ein gleichweiter arterieller nachweisen lassen.

Findet durch ein derartig ungleichweites einfaches Rohr ein gleichmäßig andauerndes (stationäres) Fließen statt, so zeigt die Strömung folgende Eigentümlichkeiten:

1. Es geht durch jeden Querschnitt der Bahn in der Zeiteinheit dieselbe Flüssigkeitsmenge hindurch, mit anderen Worten die Volumgeschwindigkeit ist für jeden Querschnitt die gleiche. Wählt man als Zeiteinheit die Sekunde, so kann man die innerhalb derselben durchtretende Flüssigkeitsmenge das Sekundenvolum nennen und die Gleichheit desselben für alle Querschnitte behaupten. Wäre dieser Bedingung nicht Genüge geleistet, ließen sich zwei Querschnitte angeben, durch welche ungleiche Sekundenvolumina flössen, so müßte der zwischen den beiden Querschnitten gelegene Abschnitt der Bahn sich früher oder später entweder entleeren oder die ganze Flüssigkeitsmenge in sich aufsammeln.

Ist aber die Volumgeschwindigkeit trotz Verschiedenheit der Querschnitte überall gleich, so muß die Geschwindigkeit, mit der die einzelnen Flüssigkeitsteilchen durch die Querschnitte hindurchtreten, die sog. Stromgeschwindigkeit, eine verschiedene sein und zwar um so größer je kleiner der Querschnitt. Stromgeschwindigkeit und Gesamtquerschnitt sind einander verkehrt proportional.

Bewegung einer Flüssigkeit setzt das Vorhandensein von Druckunterschieden voraus. Durch das Fließen werden die Druckunterschiede wieder aufgehoben. Ein beständiges Fließen kann daher nur durch eine beständige Erzeugung von Druckunterschieden unterhalten werden und darin besteht die Leistung des Herzens. Stellt das Herz seine Tätigkeit ein, so fließt noch Blut solange aus den Arterien in die Venen bis die Druckunterschiede überall ausgeglichen sind; es resultiert die Blutverteilung der Leiche.

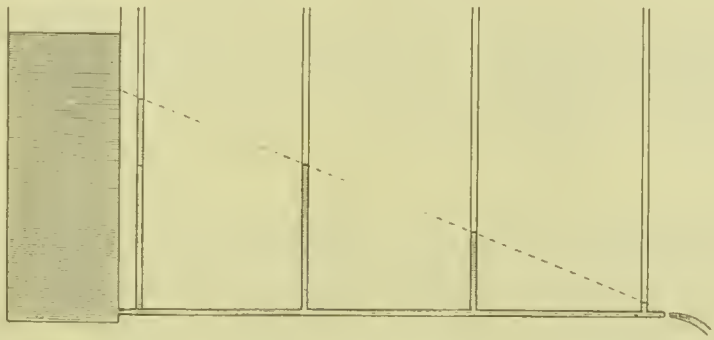


Fig. 9. Druckabfall in einem horizontalen Ausflußrohr.

Soll der zur Unterhaltung des Fließens nötige Arbeitsaufwand gemessen werden, so wird es vorteilhaft sein die Aufgabe erst an einem Schema zu lösen und dann die Übertragung auf die wirklichen Verhältnisse zu versuchen. Ein solches Schema ist oben geschaffen worden durch die Umwandlung des verästelten Gefäßsystems in ein einfaches Rohr. Man kann aber noch weiter gehen und das Rohr von veränderlichem Querschnitt ersetzen durch eines von konstantem Querschnitt. Es werde also ein einfaches überall gleichweites, horizontal liegendes Rohr, von einem Druckgefäß aus mit Wasser durchströmt. Anstatt den Druck im Standgefäß dadurch konstant zu halten, daß wie im Herzen das aus dem Ende des Rohres kommende Wasser neuerdings auf den ursprünglichen Druck gebracht wird, läßt man es frei ausfließen, nimmt aber das Druckgefäß so groß, daß während der Beobachtungszeit keine merkliche Druckverminderung stattfindet. Man hat dann wieder zwischen den beiden Enden des Rohres konstante Druckunterschiede und demgemäß einen stationären Strom (Fig. 9).

Die hierzu aufzuwendende Arbeit läßt sich nun auf zweierlei Weise bestimmen. Erstens durch Multiplikation des Sekundenvolums mit dem Druckverlust, den es auf dem Wege von dem Druckgefäß bis zur freien Mündung der Röhre erleidet. Es ist das die aus dem Energievorrat des Druckgefäßes verloren gehende Energie. Und zweitens durch die lebendige Kraft des aus der Röhre hervorstürzenden Wassers. Es ist das die Energie, welche bei dem Vorgange gewonnen wird. Die beiden Bestimmungen geben im vorliegenden Falle folgende Werte:

I. Eine Volumgeschwindigkeit von 650 cm^3 in 10 Sekunden, also ein Sekundenvolum von 65 cm^3 (oder 0,065 Sekundenliter). Der Druck im Niveau der Ausflußröhre ist gleich dem einer Wassersäule von 1 m Höhe ; er beträgt 100 g-gewicht auf den cm^2. Die vom Gefäße sekundlich verlorene Energie ist demnach

$$65\ cm^3 \times 100\ \text{g-gewicht}/cm^2 = \mathbf{6500}\ \text{cm g-gewicht}.$$

II. Das Sekundenvolum von 65 cm^3 kommt hervor aus einer Röhre von 0,33 cm^2 Querschnitt. Die mittlere Geschwindigkeit der Wasserteilchen oder die mittlere Stromgeschwindigkeit ist demnach

$$\frac{65\ cm^3/sek}{0{,}33\ cm^2}\ \text{oder rund}\ 200\ \text{cm/sek}.$$

Setzt man die Masse der 65 cm^3 Wasser gleich 65 g, so erhält man für die lebendige Kraft des hervorstürzenden Wassers ($\frac{1}{2}\ mv^2$) den Wert

$$\tfrac{1}{2} \times 65 \times 40\,000\ g\ cm^2/sek^2 = 1\,300\,000\ \text{erg}.$$

Benützt man statt der absoluten Arbeitseinheit die 981 mal größere praktische Einheit (cm g-gewicht), so findet man die lebendige Kraft des Wassers zu rund

1300 cm g-gewicht.

Der Versuch ergibt einen bedeutenden Fehlbetrag auf seiten der Strömungs- oder Bewegungsenergie. Nur $^1/_5$ der vom Reservoir verlorenen Volumenergie erscheint wieder in Form von Bewegungsenergie; die übrigen $^4/_5$ müssen in eine andere Energieform übergeführt worden sein.

Eine nähere Betrachtung des Schemas Fig. 9 gibt über die Art des Verbrauches Auskunft. Beobachtet man den Druck, der in verschiedenen Querschnitten des horizontalen Rohres herrscht durch aufgesetzte Steigröhren, so bemerkt man, daß derselbe nicht überall gleich Null ist, wie es sein müßte, wenn der Druck des Reservoirs ausschließlich zur Beschleunigung der strömenden Wassermengen verbraucht würde. Man findet allerdings den Druck gleich im Anfangsstück der Röhre niedriger als im Druckgefäß; der Abfall ist aber gering und beträgt in dem vorliegenden Falle etwa 20 cm oder $^1/_5$ des ganzen Druckes von 100 cm Wasser; die übrigen 80 cm gehen erst auf dem Wege durch das horizontale

Rohr verloren, wobei sieh zeigt, daß die Abnahme proportional der Länge stattfindet und daß erst am freien Ende des Rohres der Druek Null erreieht wird. Da die Gesehwindigkeit der Wasserteilehen in dem überall gleiehweiten Rohr in jedem Quersehnitt die gleiehe ist, eine Änderung ihrer lebendigen Kraft naeh Eintritt in das Rohr also nieht mehr stattfindet, so kann der Grund für die in jeder Längeneinheit der Röhre gleiehe Druekabnahme nur gelegen sein in einem Arbeitsaufwand, der in jedem Stüek der Röhre zu bestreiten ist; es handelt sieh um die Überwindung des Reibungswiderstandes, der in jeder strömenden Flüssigkeit entsteht.

Es ist demnaeh gereehtfertigt den zu Verlust gehenden Druek des Reservoirs in zwei Teile zu zerlegen. Der eine, als Gesehwindigkeitshöhe des Druekes bekannt, besehleunigt das Sekundenvolum bis zu seiner innerhalb der Röhre konstanten Gesehwindigkeit, der zweite Teil, die Widerstandshöhe, dient zur Überwindung der gegen die Strömung wirkenden Reibungskräfte. Der Gesehwindigkeitshöhe proportional ist die Arbeitsleistung, die in der lebendigen Kraft der ausströmenden Flüssigkeit zum Ausdruek kommt. Die der Widerstandshöhe entspreehende Energiemenge wird in Wärme verwandelt und geht dureh Strahlung und Leitung verloren.

Das Ergebnis des sehematisehen Versuehs kann nun sofort auf den Kreislauf übertragen werden. So vielfaeh verzweigt und ungleieh weit die Blutgefäße aueh sein mögen, unter Voraussetzung eines stationären Stromes, d. h. eines konstanten Wertes für das Sekundenvolum in jedem Gesamtquersehnitt der Bahn, muß aueh der Druekuntersehied zwisehen Anfang und Ende der Bahn konstant sein. Läßt sieh die Größe dieses Druekuntersehiedes sowie das Sekundenvolum bestimmen, so ist die Energiemenge bekannt, die zur Überwindung der Reibung erforderlieh ist. Es fehlt dann nur noeh die Kenntnis der lebendigen Kraft des Blutes, um den vollen Wert der Herzarbeit, zunäehst für den betraehteten Absehnitt des Kreislaufs zu ermitteln.

Messung des Blutdrueks. Zur Messung der Druekuntersehiede zwisehen Arterie und Vene eines Kaninehens können wie bei dem Sehema Steigröhren benützt werden. Verbindet man ein Steigrohr mit dem zentralen Stumpf einer durehsehnittenen Vena jugularis externa, so dringt das Blut gar nieht in die Röhre ein. Der Druek ist hier nieht merklieh versehieden von dem atmosphärisehen. Verbindet man dagegen das Rohr mit dem zentralen Stumpf einer durehsehnittenen Carotis, so erhebt sieh die Blutsäule bis zu einer Höhe von 100 em zuweilen selbst darüber. Da das spezifisehe Gewieht des Blutes nur wenig höher ist als das des Wassere, so sind 100 em Blut merklieh gleieh $^1/_{10}$ Atmosphäre.

Beobachtet man die Blutsäule, die dem arteriellen Druck das Gleichgewicht hält, genauer, so bemerkt man, daß namentlich am tief narkotisierten Tier ihre Höhe lange Zeit konstant bleibt; sie weist nur rasch aufeinander folgende hüpfende Bewegungen auf, deren Umfang indessen so klein ist im Verhältnis zur Gesamthöhe des Druckes, daß sie vorläufig außer acht bleiben dürfen. Ebenso ist in der Vene der äußerst geringe Druck merklich konstant, so daß von einer unveränderlichen Druckdifferenz zwischen Arterie und Vene gesprochen werden kann. Damit ist das Vorhandensein eines stationären Stroms aus den Arterien in die Venen sichergestellt.

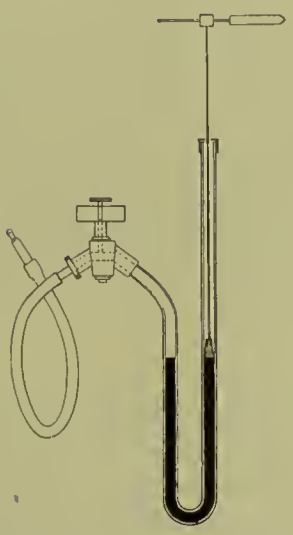


Fig. 10. C. Ludwigs registrierendes Quecksilbermanometer.

Die Messung der Drucke durch das Steigrohr, wie sie zu Anfang des 18. Jahrh. von Hales (Statical Essays vol. II) geübt worden ist, gibt zwar ein sehr anschauliches Resultat, ist aber sonst wenig empfehlenswert. Die langen Steigröhren sind sehr unhandlich, das Blut gerinnt in ihnen und der Blutverlust ist für kleine Tiere ein erheblicher. Man nimmt daher nach dem Vorgange Poiscuilles (Thèse, Paris 1828) als druckmessende Flüssigkeit Quecksilber, wodurch die Steighöhen auf weniger als ein Dreizehntel verkleinert werden.

Um ein Eindringen des Quecksilbers in das Blutgefäß zu vermeiden, gibt man der Steigröhre U-form, füllt sie zur Hälfte mit Quecksilber und hat nun den Vorteil, daß man in den offenen Schenkel eine Schreibvorrichtung einsenken kann, welche auf dem Quecksilber schwimmt und alle Bewegungen desselben mitmacht, so daß eine dauernde Registrierung des Drucks möglich wird, Fig. 10 (C. Ludwig, A. f. A. u. P., 1847, 261). Freilich gibt der Schwimmer nur an, um wieviel das Quecksilber im offenen Schenkel gestiegen ist. Sind aber die beiden Schenkel gleich weit, so muß dem Steigen des Quecksilbers auf der einen Seite ein gleich tiefes Sinken auf der anderen Seite entsprechen, so daß man die wirkliche Niveaudifferenz erhält, indem man die Kurvenordinate verdoppelt. Das Instrument ist als Quecksilbermanometer bekannt.

Bei der Ausführung des Versuchs wird das Manometer durch einen mit gerinnungswidriger Flüssigkeit gefüllten Schlauch mit dem Blutgefäß verbunden und zweckmäßig ein Eindringen des Blutes in die Röhren dadurch vermieden, daß schon vor dem Versuche ein Druck hergestellt wird, der dem zu erwartenden ungefähr gleich ist.

Der Versuch ergibt in der Carotis wieder einen konstanten nur ganz schwach (mit dem Herzschlage und der Atmung) schwankenden Druck. Die von dem Manometer geschriebene Kurve (Fig. 11) liegt 4,4 bis 5,0 cm über der Nulllinie. Die Niveaudifferenz des Quecksilbers beträgt daher im Mittel $2 \times 4{,}7 = 9{,}4$ cm, in Wasser 128 cm. Dies entspricht einem Druck von 128 g-gewicht/cm^2 oder etwa $^1/_8$ Atm. Die durch das Manometer verschlossene Carotis ist selbst nur eine Verlängerung desselben, so daß der angezeigte Druck dem Truncus anonymus entspricht. Derselbe wird von dem in der Aorta herrschenden nur wenig verschieden sein.

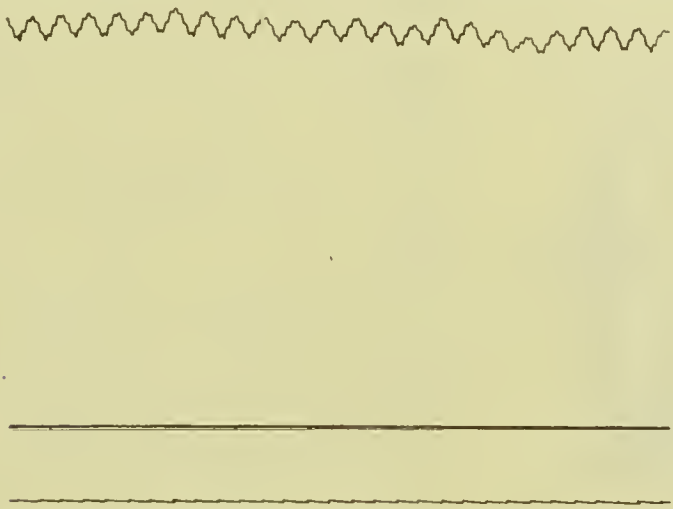


Fig. 11. Lichtdruck einer Blutdruckkurve des Kaninchens. Oberste Linie Blutdruck, mittlere Linie Atmosphärendruck, unterste Linie Sekundenmarken.

Messung des Sekundenvolums. Der zweite Wert, der bekannt sein muß, ist das Sekundenvolum des Kreislaufes. Der Gedanke, dasselbe durch einen Aderlaß zu messen, muß natürlich abgewiesen werden, da durch einen solchen die Blutmenge des Tieres und damit der Druck sehr rasch abnimmt. Es handelt sich vielmehr darum ein Instrument zu verwenden, welches wie die in der Technik gebräuchlichen Gas- oder Wassermesser in das Blutgefäß eingeschaltet werden kann und die Messung ohne Unterbrechung des Stromes gestattc. Ein solches Instrument ist 1866 von C. Ludwig (Leipz. Ber. 1867, 200) angegeben worden und unter dem Namen Stromuhr bekannt (Fig. 12 a. f. S.). Es besteht aus einem umgekehrten U-Rohr aus Glas mit spindelförmig erweiterten Schenkeln, deren Enden in die Tubuli einer Messingscheibe eingekittet sind. Die Scheibe dreht sich auf einer zweiten ebenfalls durchbohrten, von welcher nach unten zwei kurze Knieröhren ausgehen zur Verbindung

mit den beiden Stümpfen eines durchschnittenen Gefäßes. Vor dem Versuche wird die Stromuhr mit defibriniertem Blute gefüllt, mit Ausnahme der stromaufwärts gerichteten Spindel und des gebogenen Verbindungsstückes, die mit Petroleum beschickt werden. Das eindringende Blut wird das Petroleum in die stromabwärts gelegene Spindel hinüberdrängen, deren Blut sich in den peripheren Gefäßstumpf entleert, während die aufwärts gelegene Spindel sich mit frischem Blute füllt. In diesem Momente ist eine Füllung der Stromuhr gegeben, die das Spiegelbild der ursprünglichen darstellt. Durch Drehung der Stromuhr, bezw. ihrer oberen Hälfte um 180° kann der ursprüngliche Füllungszustand wieder hergestellt und der Versuch ohne Unterbrechung fortgesetzt werden. Damit ist die Aufgabe gelöst. Denn man braucht nur zu wissen, wie viel Blut die Glasspindeln, die natürlich von gleicher Größe sein müssen, fassen und wie oft in der Zeiteinheit ein Wechsel der Gefäße stattgefunden hat, um die während derselben durchgeflossene Menge zu kennen.

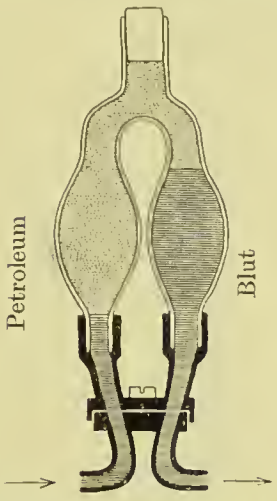


Fig. 12. C. Ludwigs Stromuhr im Aufriß.

Die Stromuhr, ursprünglich zur Messung des Sekundenvolums in peripheren Gefäßen gebraucht, ist später in geeignet abgeänderten Ausführungen, unter welchen die automatische Stromuhr besonders erwähnt sei, benützt worden, um das Sekundenvolum in der Aorta zu messen. Tigerstedt hat eine große Zahl derartiger Bestimmungen ausgeführt (1891, Skand. A. 3, 152; 1907, ebenda 19, 1), aus denen hervorgeht, daß im Mittel das Herz des Kaninchens in der Sekunde $\frac{1}{100}$ des Körpergewichts an Blut auswirft.

Die entsprechenden Werte für den menschlichen Kreislauf sind nicht direkt bestimmbar. Auf Grund von Messungen des Blutdruckes an peripheren Arterien des Menschen, deren Methode später noch zu erörtern sein wird, kann man den Druck in der Aorta des Menschen auf mindestens 15 cm Quecksilber oder 200 cm Wasser d. h. 200 g/cm^2 ansetzen; der Druck in der Vena cava ist nahezu gleich dem atmosphärischen. Für das Sekundenvolum sei angenommen, daß es wie beim Kaninchen ein Tausendstel des Körpergewichts betrage. Dann würde einem Menschen von 65 Kilo Gewicht ein Sekundenvolum von 65 cm^3 zukommen. Der durch die Reibung bedingte sekundliche Energieverlust stellt sich demnach zu

$$65 \text{ cm}^3 \times 200 \text{ g/cm}^2 = 13\,000 \text{ cm g-gewicht.}$$

Um auch den Teil der Herzarbeit zu berechnen, der als lebendige Kraft des strömenden Blutes in Erscheinung tritt, bedarf es der Kenntnis der mittleren Stromgeschwindigkeit. Man erhält dieselbe, wie oben, durch Division des Sekundenvolums durch den Aortenquerschnitt. Sei der Querschnitt 5 cm^2, so findet man die Stromgeschwindigkeit zu

$$\frac{65 \text{ cm}^3/\text{sek}}{5 \text{ cm}^2} = 13 \text{ cm/sek}.$$

Hierbei ist aber folgendes zu berücksichtigen: Das Sekundenvolum des Herzens fließt tatsächlich nicht während einer vollen Sekunde aus der linken Kammer in die Aorta über, sondern in der wesentlich kürzeren Zeit, in der die Aortenklappen geöffnet sind. Setzt man diese Zeit gleich 1/3 Sek., so muß die mittlere Geschwindigkeit während dieser Zeit dreimal so groß, rund 40 cm/sek sein. Daraus erhält man eine Arbeit von

$$\tfrac{1}{2} \times 65 \text{ g (Masse)} \times 1600 \text{ cm}^2/\text{sek}^2 = 52\,000 \text{ erg}.$$

oder rund 52 cm g-gewicht.

Wie man sieht, ist der zweite Summand der Herzarbeit so klein, er beträgt ungefähr 1/200 des ersten, daß er praktisch vernachlässigt werden kann. Es wird demnach fast die ganze Herzarbeit verbraucht zur Überwindung von Reibungswiderständen und nur ein verschwindend kleiner Teil erscheint als lebendige Kraft des strömenden Blutes. Solange es sich also nur um die Gewinnung von Näherungswerten handelt, ist es gerechtfertigt die Herzarbeit dem Produkte aus Sekundenvolum und Druckabfall gleichzusetzen. Dieser Wert wurde oben zu 0,13 mkg gefunden.

Selbstverständlich bezieht sich der angegebene Wert nur auf den Teil des Kreislaufes, in dem die Druckdifferenz gemessen wurde, hier also auf den großen Kreislauf bzw. die linke Kammer. Im kleinen Kreislauf ist das Sekundenvolum dasselbe, der Druck aber niedriger. Endlich wäre noch die Arbeit zu bestimmen, die zum Übertritt des Blutes aus den Vorhöfen in die zugehörigen Kammern erforderlich ist. Letztere Arbeiten sind gegenwärtig einer Messung nicht zugänglich, sie lassen sich nur schätzen. Legt man die wahrscheinlichsten Annahmen zu grunde, so erhält man nach B. Levy (1897, Z. f. klin. Med. **31**, 1) für das ganze Herz eine sekundliche Arbeit von 0,2 mkg und eine tägliche von 17 280 mkg, was etwa 40 kg-Kal. entspricht. Berücksichtigt man, daß das Herz wie jeder Muskel neben der mechanischen Arbeit stets Wärme liefern muß und daß der Wirkungsgrad (s. u.) im günstigsten Falle 1/3 beträgt, so berechnet sich die totale tägliche Energieausgabe des Herzens zu mindestens 120 kg-Kal. oder 1/20 des gesamten Energieverbrauchs (2400 kg-Kal.) des Menschen. Die Beanspruchung des Herzens, das nur 1/200 der Körpermasse darstellt, ist also sehr groß.

Eigenschaften des Herzmuskels. Die Fähigkeit, die bezeichneten Arbeiten zu leisten, verdankt das Herz seinem Reichtum an Muskelgewebe. Wie alle anderen Muskeln, befindet sich auch der Herzmuskel abwechselnd im Zustande der Ruhe und der Tätigkeit. Mechanisch ist der tätige Zustand gekennzeichnet durch die größere Spannung, die der tätige Muskel bei ungeänderter Länge, oder der geringeren Länge, die er bei konstanter Spannung annimmt. Gewöhnlich, d. h. wenn nicht besondere Versuchsbedingungen geschaffen werden, ändert der Muskel beim Übergang in den tätigen Zustand sowohl Länge wie Spannung. Ein Hohlraum, dessen Wand mit Muskelgewebe ausgekleidet ist, wird daher beim Übergang in den tätigen Zustand seinen Inhalt unter Druck setzen, bezw. wenn die Widerstände nicht zu groß sind, den Inhalt austreiben und sich zusammenziehen.

Das Muskelgewebe des Herzens unterscheidet sich in mehreren Beziehungen von dem des Skelettmuskels. Einige dieser Verschiedenheiten können sehr anschaulich dargestellt werden, wenn man einen Skelettmuskel des Frosches (z. B. den Gastrocnemius) und den Herzmuskel mit je einem Zeiger verbindet und auf derselben bewegten Fläche schreiben läßt. Man kann dann folgendes beobachten:

1. Der Wadenmuskel bleibt vollkommen ruhig, während das Herz auch nach der Entfernung aus dem Körper seine Tätigkeit fortsetzt.

2. Verstümmelt man das Herz durch Abschneiden des Sinus venosus, so ist damit seine selbständige Tätigkeit in der Regel aufgehoben. Beide Zeiger schreiben nunmehr horizontale Linien.

3. Geht man jetzt über zur künstlichen Reizung durch einen rotierenden Unterbrecher, der etwa in jeder dritten Sekunde einen Induktionsschlag durch beide Präparate schickt, so antwortet der Muskel bereits auf Reize, die das Herz noch nicht aus seiner Ruhe erwecken. Letzteres braucht stärkere Induktionsreize. Die Antwort des Muskels ist eine Zuckung, d. h. eine Verkürzung, die sofort von der Rückkehr zur Ruhelage gefolgt ist. Verstärkt man den Reiz, so tritt auch das Herz in Tätigkeit, wobei es ebenfalls für jeden Reiz eine Zuckung ausführt. Die Zuckung des Skelettmuskels läuft mindestens 5 mal so rasch ab, als die des Herzens. Die größere Trägheit des letzteren zeigt sich auch darin, daß zwischen dem Reiz und seiner Zuckung eine merkliche Zeit vergeht, während der Skelettmuskel anscheinend augenblicklich auf den Reiz antwortet. Es ist daher die Zuckung des Skelettmuskels bereits zum größten Teil abgelaufen, bevor der Herzmuskel mit derselben überhaupt begonnen hat (Fig. 13).

4. Sucht man für den Skelettmuskel jene Reizstärke, welche zur Auslösung einer Zuckung eben genügt, den sog. Schwellenreiz, so erhält man eine ganz geringfügige, die sog. minimale Zuckung.

Verstärkt man den Reiz, so wächst die Zuckung, bis von einer gewissen Reizstärke ab, dem sog. maximalen Reiz, weitere Verstärkung den Erfolg nicht mehr vergrößert. Auch für den Herzmuskel gibt es unterschwellige oder unwirksame und übersehwellige oder wirksame Reize. Derjenige Reiz, dessen Stärke zur Wirksamkeit gerade genügt, führt aber hier sogleich zum vollen, bei dem momentanen Zustand des Herzens überhaupt erreichbaren Erfolg. Derselbe kann durch Verstärkung des Reizes nicht vergrößert werden. Die Zuckung des Herzmuskels ist oberhalb der Schwelle unabhängig von der Reizstärke. Dieses Verhalten ist nur insofern eine Besonderheit des Herzens als infolge des innigen Zusammenhanges aller Muskelelemente eine Beschränkung der Erregung auf einzelne Teile nicht möglich ist. Im Gegensatz hierzu besteht der Skelettmuskel aus einem Bündel von Fasern, die nur durch

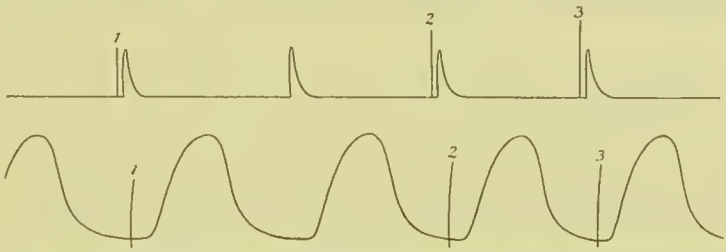


Fig. 13. Durch einzelne Induktionsschläge hervorgerufene Zuckungen des Skelettmuskels (oben), der Herzkammer (unten). Die Striche 1, 2 und 3 entsprechen gleichen Zeitmomenten.

Bindegewebe zusammengehalten, einzeln in Tätigkeit geraten können. Schwache Reize erregen nur einige wenige Fasern, stärkere eine größere Zahl; es wächst daher die Arbeitsleistung. Hat der Reiz alle Fasern ergriffen, so ist die Zuckung sowenig einer Steigerung fähig, wie die des Herzens. Die einzelne Faser des Muskels verhält sich demnach wie das ganze Herz (Lucas, 1905, J. of P. **33**, 207 und 1909, **38**, 113).

5. Das Herz ist, während es sich in einer Zuckung befindet, unerregbar oder doch schwer erregbar durch einen neuen Reiz. Man nennt diesen Zustand den refraktären (Marey, 1875, Travaux du labor. **2**, 63; Engelmann, 1894, A. g. P. **59**, 309). Man kann daher folgendes beobachten: Verkürzt man mehr und mehr die Zeit zwischen den einzelnen Reizen, so gelangt man bald zu einem Rhythmus, dem das Herz nicht mehr folgt. Es fallen Herzschläge aus und die Schlagfolge wird unregelmäßig (Bowditsch, 1871, Leipz. Ber. **23**, 652). Der Wadenmuskel beantwortet dagegen nach wie vor jeden Reiz mit einer Zuckung.

Die automatische Tätigkeit des Herzens ist von gewissen Bedingungen abhängig, unter welchen die Zufuhr von Sauerstoff (Langendorff, A. f. P. 1884, Suppl., S. 103; Oehrwall, 1897, Skand. A. **7**, 222),

sowie der richtige Salzgehalt der Füllflüssigkeit (Ringer, 1883, J. of P. 4, 222) in erster Linie stehen. Der Zusatz ernährender Substanzen, vor allen Dextrose, ist günstig (Locke, 1901, Zb. f. P. 14, 670; 1907, J. of P. 36, 205); sie wird dabei verbraucht und zum größten Teil in Milchsäure übergeführt (Joh. Müller, 1904, Z. f. allg. P. 3, 282; 1906 Festschr. f. J., Rosenthal S. 345).

Die automatische Tätigkeit ist ferner nur innerhalb gewisser Grenzen der Temperatur möglich, die bei ungefähr 4^0 und 36^0 gelegen sind. Mit steigender Temperatur nehmen die Herzschläge nach Höhe und Dauer ab, an Häufigkeit zu (Cyon, 1866, Leipz. Ber. 18, 217). Für 10^0 wächst die Schlagzahl auf das Doppelte bis Dreifache (Snyder, A. f. P. 1907, 118, Kanitz, A. g. P. 118, 601).

Die Ausbreitung der Erregung. Die einzelnen Abteilungen des Herzens arbeiten nicht genau gleichzeitig. Für das Froschherz ist

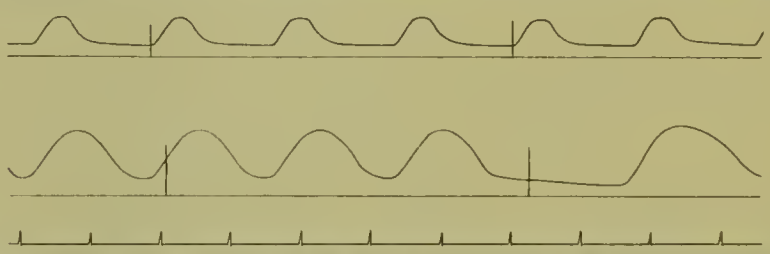


Fig. 14. Vorhof- und Kammerschläge eines Froschherzens, unten Sekunden. Die senkrechten Striche schneiden die beiden Kurven in zusammengehörigen Zeitmomenten. Die Kammer beginnt ihren Schlag um mehr als 1 Sekunde später als der Vorhof. Dem 4. und 6. Vorhofschlag entspricht kein Kammerschlag (Herzblock).

die Reihenfolge: Venensinus, Vorhof, Kammer, Aortenbulbus. Auch im Herzen des Säugetieres besteht eine gegen die arteriellen Öffnungen schreitende Reihenfolge oder Peristaltik der Tätigkeit, indem gewisse Teile in der dorsalen Wand des rechten Vorhofs beginnen, worauf die beiden Vorhöfe und kurze Zeit später auch die Kammern schlagen. Bei der raschen Aufeinanderfolge der Bewegungen ist ihre Verfolgung mit dem Auge schwierig. Genauere Auskunft gibt die Aufzeichnung der Umformungen, die man gewinnt, indem man das Herz an der Vorhof-Kammergrenze befestigt und sowohl Vorhof wie Kammer mit einem Schreibhebel verbindet. Fig. 14. Man erfährt hierbei, daß der Vorhof mit seiner Tätigkeit der Kammer vorausgeht und daß die Umformung in letzterer 2 bis 3 mal langsamer vor sich geht, als im Vorhof (Engelmann, 1892, A. g. P. 52, 357). Die Weiterleitung der Erregung von dem gereizten Punkte aus geschieht im Vorhof des Froschherzens bei Zimmertemperatur mit einer Geschwindigkeit bis zu 20 cm/sek. (Engelmann, 1894, ebenda 56, 188 und 194), in der Kammer bis zu

10 cm/sek. (Engelmann, ebenda; Burdon-Sanderson und Page, 1880, J. of P. 2, 424). Die Überleitung der Erregung vom Vorhof auf die Kammer geschieht wesentlich langsamer und erfordert ¼ bis 2 Sek. (Engelmann, ebenda). Am Herzen der Säugetiere sind die Zeiten sämtlich bedeutend kürzer, etwa $^1/_{10}$ der angegebenen Werte.

Wird die Vorhof-Kammergrenze bei dem Versuch leicht gedrückt, so läßt sich die Überleitung erschweren oder ganz aufheben: Herzblock (Gaskell, 1883, J. of P. 4, 66). Man kann auf diesem Wege auch bewirken, daß nur auf jeden zweiten, dritten usf. Vorhofschlag ein Kammerschlag folgt. Fig. 15. Diese Modifikation des Versuches lehrt, daß die Anstöße zur Tätigkeit des Herzens vom Vorhof, bezw. vom Sinus ausgehen. Daher die Ruhe des Herzens, wenn man die Sinus wegschneidet.

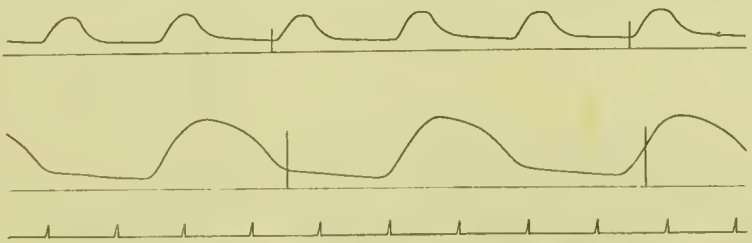


Fig. 15. Herzblock. Auf jeden zweiten Vorhofschlag folgt ein Kammerschlag.

Diese Ruhe des Herzens braucht keine dauernde zu sein. Unter günstigen Bedingungen kann auch das sinusfreie Herz oder Stücke desselben in automatische Tätigkeit eintreten. Am Herzen der Säugetiere ist die Fähigkeit zu automatischer Tätigkeit anscheinend in allen nicht zu kleinen Stücken vorhanden, am stärksten in dem Teile des rechten Vorhofs, der zwischen der Mündung der Koronarvene und der Trikuspidalklappe gelegen ist. Dieser Teil ist es auch, welcher beim Absterben des Herzens seine Tätigkeit zuletzt einstellt (Aschoff, 1907, Deutsche med. Woch. Nr. 33; Koch, 1907, Diss. Freiburg). Die Schlagfolge der abgetrennten Kammer ist ceteris paribus stets langsamer als die des Vorhofs. Letzterer bestimmt daher unter normalen Verhältnissen den Rhythmus.

Das Elektrokardiogramm. Das Fortschreiten der Erregung innerhalb des Herzens läßt sich sehr gut verfolgen mit Hilfe der elektrischen Störungen, von denen es begleitet ist. Bei ihrer Deutung ist zu beachten, daß der augenblicklich in Erregung befindliche Teil des Herzens negative elektrische Spannung zeigt gegen die ruhenden Teile. Besonders deutlich tritt dieser Gegensatz zutage bei künstlicher Reizung eines sehr langsam schlagenden Herzens. Sanderson und Page (1880, J. of P. 2, 392) haben die abgetrennte Herzkammer der Schildkröte an der Basis gereizt und von dort sowie von der Herzspitze

zu einem Spiegelgalvanometer abgeleitet. Die Trägheit des Instrumentes wurde durch ein Summationsverfahren (Rheotom) überwunden. Die Fig. 16 zeigt den ganzen Vorgang aus 3 Stücken bestehend. Die an der Basis des Herzens gesetzte Erregung führt zu einer sofort auftretenden und eine halbe Sekunde dauernden Positivität der Spitze, darauf folgt ein Zeitraum von 1½ Sek., in welchem kein Spannungsunterschied zwischen Basis und Spitze besteht und endlich ist während einer weiteren Sekunde die Spitze negativ gegen die Basis. Der erste Zeitraum entspricht der Erregung der Basis bei fehlender Erregung der Spitze, der letzte Zeitraum der Erregung der Spitze, während die Basis bereits wieder in den Ruhezustand zurückgekehrt ist. Dazwischen ist die ganze Kammer in Erregung.

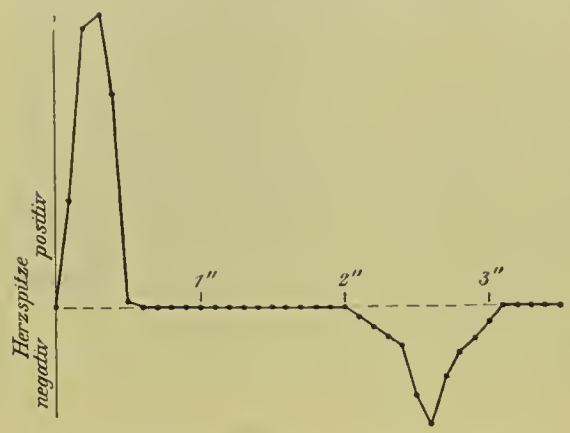


Fig. 16. Potentialdifferenz zwischen Basis und Spitze der isolierten Herzkammer der Schildkröte während eines Schlages. Temp. 20°. Die Ordinaten sind in willkürlichen Einheiten gemessen, die Zahlen der Abszisse bedeuten Sekunden.

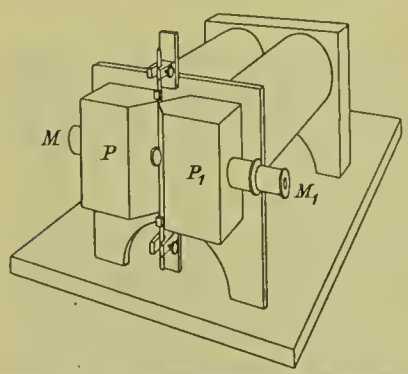


Fig. 17. Vereinfachte Darstellung des Saitengalvanometers von Einthoven, Arch. Néerland. Sér. II t 11 p 240. P u. P_1 die Polschuhe des grossen Elektromagneten, zwischen denen der versilberte Quarzfaden vertikal ausgespannt ist. M u. M_1 Mikroskope zur Beleuchtung bezw. Beobachtung oder Projektion des Fadens.

Zur Darstellung der elektrischen Störungen, die der Herzschlag im unversehrten Körper hervorruft, bedarf es höchst empfindlicher Instrumente von großer Beweglichkeit. Das Saitengalvanometer von Einthoven wird diesen Anforderungen in weitem Maße gerecht. Es besteht aus einem kräftigen Elektromagneten, zwischen dessen Polschuhen ein sehr dünner versilberter Quarzfaden ausgespannt ist. Fig. 17. Wird durch den Faden ein Strom geleitet, so erfährt er eine Ablenkung, die durch ein Mikroskop beobachtet oder auch auf eine lichtempfindliche Platte projiziert werden kann (1903, Ann. d. P. N. F. **12**, 1059; 1909, A. g. P. **130**, 287).

Die von der Herztätigkeit herrührenden Ausschläge, die Elektrokardiogramme, werden am deutlichsten, wenn man von beiden Händen,

oder von der reehten Hand und dem linken Fuß ableitet. Als Beispiel diene Fig. 18. Die Kurven zeigen individuelle Versehiedenheiten, sind aber für eine gegebene Person unter gewöhnliehen Umständen sehr gleiehmäßig. Sie sind formenreieher als die oben von einer einzelnen Herzabteilung des Kaltblüters mitgeteilte (1906, Areh. intern. de P. 4, 132).

Man kann an einem wohlausgebildeten mensehliehen Elektrokardiogramm stets 5 Gipfel unterseheiden, welehe naeh Einthoven mit den Buehstaben P, Q, R, S, T, bezeiehnet werden. P, R und T, die naeh oben geriehtet sind, bedeuten eine Positivität der Herzspitze gegen die Basis; die naeh abwärts geriehteten Spitzen Q und S eine Negativität der Herzspitze. Der Herzsehlag wird dureh die Erhebung P eingeleitet, welehe, wie Einthoven naehgewiesen hat, von der Tätigkeit des Vorhofs oder der Vorhöfe herrührt. Der Kammertätigkeit gehören somit 4 Gipfel Q—T an. Der mäehtigste derselben ist stets R, weleher

Fig. 18. Elektrokardiogramm eines gesunden Mannes; Ableitung von der r. Hand und dem l. Fuß. Abstand der horizontalen Striehe = 0,4 Millivolt, Abstand der vertikalen = 0,01 Sek.

auf die überwiegende Erregung der Herzbasis hindeutet. Sehr deutlieh ausgeprägt ist ferner der Gipfel T, der anseheinend von einer neuerliehen Erregung der Herzbasis herrührt, oder wahrseheinlieher von der dort länger andauernden Erregung. In den Spitzen Q und S tritt die vorwiegende Erregung der Herzspitze, bezw. des linken Herzens zutage.

Die Tatsaehe, daß im Elektrokardiogramm des mensehliehen Herzens auf die Negativität des Vorhofs eine solehe der Herzspitze folgt, ist unerwartet, weil bei der Überleitung der Erregung vom Vorhof auf die Kammer anseheinend zuerst die Basis ergriffen werden sollte. Die anatomiseḧe Untersuehung hat indessen gelehrt, daß der Vorhof des Mensehen und der Säugetiere dureh ein besonderes System reizleitender Fasern mit vielen Punkten der Kammermuskulatur in inniger Beziehung steht, so daß die Herzspitze sehr wohl gleiehzeitig oder sogar noeh etwas früher als andere Teile des Herzens in die Erregung eintreten kann. Naeh H. E. Hering beginnt die Erregung in den Papillarmuskeln (1908, Zentralbl. f. P. 21, Nr. 22).

Die Faserzüge des Herzmuskels. Obwohl jede der 4 Ab-

teilungen des Herzens eine netz- oder schwammartig zusammenhängende Masse von Muskelzellen darstellt, können doch mehr oder weniger geschlossene Faserbündel anatomisch abgegrenzt werden, die namentlich an der Innenfläche wulstartig hervortreten und der Herzwand eine bestimmte Struktur verleihen. Am leichtesten sind diese Faserzüge an den Vorhöfen aufzuzeigen, wo sie im durchfallenden Lichte als Verdickungen der Wand erscheinen.

An den Kammern lassen sich ohne Präperation nur die oberflächlichen Züge beobachten, die im allgemeinen von der Basis in linksgewundenen Schraubenlinien nach der Spitze ziehen. Hebt man diese Schicht ab, so trifft man auf Fasern, die sich mehr und mehr einer zur Herzachse (Achse der kegelförmigen linken Kammer) senkrechten Richtung nähern und geht man noch tiefer, so kommt man in der Nähe der Herzhöhle auf Fasern, die wieder steil von der Herzspitze zur Basis ziehen, diesmal in rechtsgewundenen Schraubenlinien. Wie C. Ludwig zuerst gezeigt hat, stehen die beiden steillaufenden Systeme, das äußere und das innere, teilweise in unmittelbarem Zusammenhang. Die äußeren Fasern laufen an der Herzspitze wirbelartig zusammen und dringen in die Tiefe, um als aufsteigende Fasern im Innern wieder zum Vorschein zu kommen. Die äußeren Fasern entspringen von den bindegewebigen Teilen der Herzbasis und kehren nach ihrem einer unvollständigen Achtertour zu vergleichenden Verlauf entweder wieder dorthin zurück oder sie endigen in einem Papillarmuskel. Zwischen den beiden Schenkeln dieser Achterschleife sind dann die ringförmig in sich zurückkehrenden Züge eingewebt, welche von Krehl (1891, Leipz. Abh. 17, 341) beschrieben worden sind und sozusagen einen Sphinkter der Herzkammern darstellen. In neuerer Zeit hat J. B. Mac Callum (Contributions to the Science of Medicine dedicated to W. H. Welch, Baltimore 1900, 307) noch Systeme von Muskelfasern nachgewiesen, die beide Kammern in S-förmigem Verlaufe umziehen.

Auf die innige Verbindung der Faserzüge und ihre wechselnde Verlaufsrichtung in verschiedener Tiefe der Wand muß wohl die Tatsache zurückgeführt werden, daß Einstiche in das Herz relativ gut ertragen werden und nicht notwendig zu Blutungen führen. Es wird eben nach der Entfernung des stechenden Instrumentes der Stichkanal nicht geradlinig bleiben und dadurch ein Verschluß der Wunde ermöglicht sein.

Daß die Verteilung der Faserzüge über die Wand keine gleichmäßige sein kann, lehrt übrigens auch die Betrachtung der Herzform im schlaffen und besonders im erregten Zustande. Eine gute Vorstellung dieser Formen, wie sie dem Hundeherzen zukommen, liefern die von Hesse (A. f. A. 1880, 328) beschriebenen Abgüsse. Sie zeigen, daß den Herzkammern nicht die Gestalt einer Kugel zukommt, wie bei überall gleicher Wandstärke zu erwarten wäre, sondern die eines Kegels

mit stumpfer Spitze. Beim Übergang der Kammern aus dem ruhenden in den erregten Zustand verkleinern sich hauptsächlich die queren, zur Herzachse senkrechten Durchmesser, während sich die Dimensionen in der Richtung der Herzachse nur wenig ändern. Daraus ist zu schließen, daß die längsverlaufenden Fasern weniger kräftig sind als die Ringmuskellage.

Das Übergangsbündel. Die Erregungsleitung vom Vorhof zur Kammer geschieht durch Stränge von Muskelzellen, welche durch den Reichtum an Sarkoplasma und spärliche Ausbildung von Fibrillen an embryonale Muskelelemente erinnern: das Reizleitungssystem (Tawara, 1906, Jena). Dasselbe entspringt in der Vorhofsscheidewand und zieht durch das Septum fibrosum atrioventriculare nach den Kammern, mit deren Muskulatur es nach längerem Verlauf und vielfacher Verästelung schließlich verschmilzt (Atrioventrikularbündel, His). Durchschneidung des Bündels hebt die Übereinstimmung zwischen Vorhof- und Kammerschlag auf (H. E. Hering, 1905, A. g. P. **107**, 97; **108**, 267; 1906, **111**, 298; Trendelenburg und Cohn, 1909, Zentralbl. f. P. **23**, Nr. 7 und 1910 A. g. P. **131**, 1).

Die Herzklappen. Die im Herzen auftretenden Drucksteigerungen könnten zunächst nur ein Ausweichen des Blutes nach den großen Gefäßen bedingen. Durch das Vorhandensein von Klappen wird dem Strome eine bestimmte Richtung vorgeschrieben. Alle Klappen des Herzens sind Membran- oder Segelklappen. Sie sind von verschiedenen Bau, je nachdem sie in einen Raum mit elastischer, nicht kontraktiler Wand oder in einen solchen mit kontraktiler Wand hineinragen. Die Klappen an den nicht kontraktilen Wänden der Pulmonalis und Aorta haben die Form von Taschen, deren drei so im Kreise geordnet sind, daß sie zusammen das Lumen des Gefäßes verschließen, sobald der Druck in den großen Arterien höher ist als in den Kammern. Die venösen Klappen oder Zipfelklappen ragen in die Kammerhöhle hinein, aus der sie bei der Drucksteigerung herausgetrieben würden, wenn sie nicht durch die Sehnenfäden in ihrer Stellung erhalten würden. Die überraschende Tatsache, daß die Klappe auch bei äußerster Verkleinerung der Kammerhöhle schlußfähig bleibt, erklärt sich z. T. aus dem Vorhandensein der Papillarmuskeln, welche wie eine der Bewegung der Kammerwand angepaßte Verkürzung der Anheftungsfäden der Klappen wirken.

Obwohl die Klappenmembranen sich nicht nur mit dem freien Rande, sondern auch mit ihren Flächen in ziemlicher Ausdehnung berühren, sieht man doch an ausgeschnittenen Herzen die Klappen selten ganz befriedigend schließen, namentlich wenn hohe Druckunterschiede hergestellt werden, d. h. gerade in den Fällen, welche den wirklichen Verhältnissen am meisten gleichen. Es wird dadurch schon sehr wahrscheinlich, daß am lebenden Herzen der sichere Klappenschluß durch weitere Hilfsmittel verstärkt wird und in der Tat lehrt die Betrachtung

eines in kontrahiertem Zustande gehärteten Herzens, daß neben der Verkürzung der Papillarmuskeln auch die Verkleinerung der Ostien eine wichtige Rolle spielt. Hierbei sind dieselben Ringmuskeln beteiligt, deren Bedeutung für die Form des Herzens bereits oben gewürdigt worden ist.

An den arteriellen Mündungen kann durch die Muskeln eine Annäherung der Klappen nur in geringem Grade stattfinden, da letztere an der gespannten Arterienwand befestigt sind. Dagegen spielen sie bei der Entfaltung und Stellung der Klappen eine wichtige Rolle, indem sie die Ausströmungsöffnungen für den Blutstrom verkleinern und dadurch eine Kontraktion des Strahles und eine die Klappen entfaltende und stellende Wirbelbildung veranlassen (vgl. Krehl a. a. O. S. 359, v. Frey, Verh. X. internat. med. Kongr. Berlin 1891, 2, II. Abt. 35).

Es muß ferner als sehr wahrscheinlich gelten, daß die in einwandfreier Weise festgestellte Periode negativen Druckes in den Herzkammern, die sich an die Erregungszeit unmittelbar anschließt, auf Rechnung der Zusammenschnürung zu setzen ist, welche die Herzbasis durch die Ringmuskeln erfährt. Sobald der Erregungszustand aufhört und der Herzmuskel seine Spannung verliert, wird der Blutdruck imstande sein, die beiden großen Arterien auszudehnen und zu entfalten, wodurch sehr wohl eine Saugwirkung auf die Kammerhöhle entstehen kann.

Der Druck im Herzen und in den großen Arterien. Der Eintritt des erregten Zustandes in den Muskelmassen der Herzkammer führt zunächst ausschließlich zur Erhöhung ihrer Spannung. Eine Verkürzung ist nicht möglich, weil beide Mündungen durch die Klappen verschlossen sind. Indem die Spannung weiter steigt, wird der hydrostatische Druck im Innern der Kammer endlich so hoch und höher wie in der Aorta. Die Taschenklappen öffnen sich und der Austritt des Blutes beginnt. In dieser zweiten Periode der Zusammenziehung oder Systole der Kammer der sog. Austreibungszeit, ändert sich Spannung und Länge der Muskeln, das Volum der Kammerhöhle nimmt ab. Der in jedem Augenblick vorhandene Druck ist nun nicht nur von der jeweiligen Spannung des Muskels, sondern auch von den Dimensionen desselben abhängig. Bezeichnet man mit s die auf die Längeneinheit eines größten Kreises wirkende Spannung in einer Kugeloberfläche, so ist der im Innern der Kugel herrschende hydrostatische Druck p, die Füllung als gewichtslos angenommen,

$$p = 2s/r,$$

wo r den Halbmesser der Kugel bedeutet (v. Kries, Pulslehre, Freiburg 1892, S. 129). Für eine zylindrische Röhre nimmt der Ausdruck die Form

$$p = s/r$$

an, wo s die Wandspannung pro Einheit des Längsschnittes bezeichnet. Ähnliche Beziehungen gelten auch für die Herzkammer, obwohl sie geometrisch gesprochen keine regelmäßige Form besitzt. Jedenfalls wird bei gleicher Wandspannung der Druck im Innern zunehmen, wenn die Höhle sich verkleinert. Der Druckablauf in der Kammer kann somit nicht ohne weiteres aus dem Spannungszustand des Herzmuskels abgeleitet werden. Man wird versuchen müssen ihn direkt zu bestimmen.

Dieser Aufgabe stellen sich sehr große Schwierigkeiten entgegen. Vor allem ist das früher verwendete Quecksilbermanometer für diesen Zweck nicht zu gebrauchen. Infolge seiner Trägheit wird es die wirklichen Druckänderungen entweder übertreiben, oder zu klein erscheinen lassen. Man hat sich daher vielfach bemüht, den Blutdruck statt durch Flüssigkeitssäulen durch elastische Membranen zu kompensieren, wobei das Bestreben maßgebend war, die in Bewegung gesetzten Massen so klein wie möglich, die elastischen Kräfte dagegen so groß zu wählen, als mit einer leserlichen Registrierung verträglich ist. Eine Theorie dieser Instrumente ist erst in jüngster Zeit von O. Frank ausgearbeitet worden (1903, Z. f. B. 45, 445), so daß es möglich sein wird, die registrierten Kurven zu korrigieren und die wahren Druckwerte für jeden Zeitabschnitt zu bestimmen. Vorläufig können nur die wesentlichsten Erscheinungen als bekannt betrachtet werden.

Die Untersuchung ist am ergiebigsten, wenn man sich mit der Druckmessung nicht auf eine Herzabteilung beschränkt, sonder gleichzeitig in Vorhof und Kammer, eventuell auch noch in einer der großen Arterien den Druckablauf ermittelt. Zu diesem Ende führt man Rohre, sog. Herzsonden entweder von den großen Venen in das rechte Herz, oder von einer Karotis bezw. Subklavia in die Aorta und nach vorsichtiger Passage der Aortenklappen in das linke Herz ein. Öffnet man den Brustkorb, so kann auch vom linken Herzrohr aus die Einführung einer Kanüle in den linken Vorhof bewerkstelligt werden.

Das Ergebnis einer gleichzeitigen Registrierung des Druckes in Vorhof, Kammer und Arterie zeigt nun für jeden dieser Abschnitte den Druck bald abhängig, bald unabhängig von den benachbarten Abschnitten (vgl. Fig. 19 auf S. 60).

Betrachtet man zunächst den Druckverlauf in der Kammer, so findet man bei Beginn des ersten Herztones einen raschen Anstieg des Druckes zu einer Höhe, welche je nach der Größe und Art des Tieres verschieden, bei den größeren Säugetieren in der Regel über 10 cm Hg (etwa $^1/_8$ Atm.) beträgt. Von diesem Maximum fällt dann der Druck, ungefähr ebenso schnell als er gestiegen ist, wieder zu Null, ja sogar zu negativen Werten ab, um alsbald zum Werte Null oder einem wenig höheren zurückzukehren und bis zum nächsten Herzschlag so zu bleiben. Die hohe Drucksteigerung ist der Ausdruck der Kammerzuckung, die ihr

folgende kurze negative Phase ist, wie bereits oben erwähnt, wahrscheinlich bedingt durch die Deformation der nicht muskulösen Teile der Kammer speziell der arteriellen Ostien, welche unmittelbar nach Aufhören der Kontraktion in ihre Gleichgewichtslage zurückspringen und dadurch ansaugend wirken.

Vergleicht man mit der eben besprochenen Kurve die der Arterie, so unterscheidet sich dieselbe zunächst dadurch von der Kammerkurve, daß sie nicht zur gleichen Zeit ansteigt, sondern erst nachdem ein Teil des Druckanstiegs in der Kammer abgelaufen ist. Es erklärt sich dies durch die Tatsache, daß der Druck in der Arterie schon vor der Kammerzuckung hoch ist, das Blut also nicht ohne weiteres aus dem Herzen

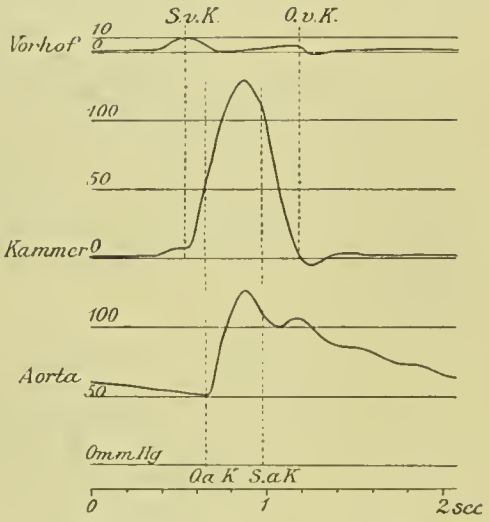


Fig. 19. Schema des Druckablaufes in Vorhof, Kammer und Aorta des Hundes. Einzelner Herzschlag während einer Vagusreizung. Die Zahlen bedeuten mm Quecksilber. S.v.K. und O.v.K. Schluß und Öffnung der venösen Klappen, O.a.K. und S.a.K. Öffnung und Schluß der arteriellen Klappen.

überströmen kann, sondern erst, nachdem der Druck in der Kammer über den in der Arterie gestiegen ist. Der Beginn der Drucksteigerung in der Arterie kennzeichnet daher den Moment der Öffnung der Taschenklappen. Hierauf folgt eine Zeit, in welcher die Druckkurven von Kammer und Arterie ungefähr gleich verlaufen, wenn auch das Maximum in der Kammer höher liegen muß, weil ja ein Teil des Druckes durch Reibung sowie zur Erzeugung der Blutgeschwindigkeit in Verlust geht. Die Übereinstimmung des Kurvenverlaufs dauert aber nur kurze Zeit. Sobald in der Kammer infolge zunehmender Erschlaffung der Muskeln der Druck rascher zu sinken beginnt, wird der Arteriendruck wieder unabhängig von dem Kammerdruck und bleibt höher als der letztere. Dies ist natürlich nur bei geschlossenen Taschenklappen möglich, deren Schließung eben

durch das Auseinandergehen der beiden Kurven gekennzeichnet wird. Die Zeit zwischen Öffnung und Schluß der Taschenklappen, während welcher Kammer und Arterie in Verbindung sind und Überströmen des Blutes stattfindet, ist schon früher als Austreibungszeit bezeichnet worden.

Betrachtet man die Druckkurve des Vorhofes, so äußert sich seine Kontraktion durch eine Drucksteigerung von etwa 1 cm Quecksilber, welche kurz vor der Kontraktion der Kammer einsetzt, zu einer Vervollständigung der Füllung der letzteren führt und sich bei genauerem Zusehen als schwache Erhebung in der Kammerdruckkurve erkennen läßt. Die nun folgende gewaltige Drucksteigerung in der Kammer verrät sich nicht im Vorhof, was auf die inzwischen erfolgte Schließung der Zipfelklappe hinweist. Dadurch wird der Druckverlauf in dem Vorhof wieder unabhängig von der Kammer, er fällt rasch auf Null, steigt dann entsprechend der zunehmenden Füllung von den Venen her allmählich an, um endlich neuerdings zu fallen und eventuell negativ zu werden, wenn die Kammer ihre aussaugende Wirkung entfaltet. Dabei wird die Zipfelklappe wieder geöffnet, so daß auch hierfür der Zeitmoment aus den Kurven ablesbar ist.

Trägt man die Zeiten der Klappenschlüsse in die Kurven des Druckverlaufes ein, so zerfällt die vollständige Herzperiode in vier Abschnitte von denen einer durch die Kommunikation zwischen Kammer und Arterie — Entleerungszeit — ein anderer durch die Kommunikation zwischen Kammer und Vorhof — Füllungszeit — gekennzeichnet ist, während sich zwischen diese beiden Abschnitte zwei weitere einschieben, in welchen die Kammer mit keinem benachbarten Raum in Verbindung steht und die daher als Verschlußzeiten zu bezeichnen sind. Sie können in eine Verschlußzeit mit steigendem Druck — Anspannungszeit — und in eine solche mit fallendem Druck — Entspannungszeit — unterschieden werden. Die Verschlußzeiten sind, wie bereits oben ausgeführt wurde, solche, in denen der Muskel nur seine Spannung aber nicht seine Länge ändert.

In neuerer Zeit ist es O. Frank gelungen (1905, Z. f. B. 46, 441) auf Grund seiner theoretischen Studien ein elastisches Manometer mit optischer Registrierung zu konstruieren, das infolge seiner hohen Schwingungszahl und geringen Dämpfung Kurven liefert, die, soweit es sich wenigstens um Darstellung des Arteriendruckes handelt, einer Korrektur kaum mehr bedürfen. Die nachstehende Fig. 20 zeigt nach Frank drei Aortenpulse vom Hunde, bei verschiedenem Druck und verschiedener Schlagzahl aufgenommen. Außer dem raschen Anstieg, bedingt durch die Einpressung des Blutes von seiten des Herzens, dem mehr oder weniger gerundeten Gipfel und dem langsamen Abfall des Druckes zeigen die Kurven eine kleine Vorschwingung kurz vor Be-

ginn des steilen Anstiegs und einen Einschnitt unmittelbar hinter oder auf dem Gipfel. Die Vorschwingung ist der Ausdruck der Deformation, welche die Aorta und deren Klappen durch die Zusammenziehung des Kammermuskels zu Beginn der Anspannungszeit erfahren, also vor Öffnung der Klappe. Der Einschnitt nach oder auf dem Gipfel ist der Ausdruck des Klappenschlusses oder genauer der denselben einleitenden kurzen Rückströmung des Blutes. Die Schwingungen nach dem Einschnitt rühren von der gespannten Klappe her. Daß diese Einzelheiten von Eigenschwingungen des Instrumentes nicht verdeckt

Fig. 20. 3 Aortenpulse des Hundes nach O. Frank (1906 Z. f. B. 46. 478).

werden, ist aus den Kurven ersichtlich, die selbst an der Stelle, wo der außerordentlich steile anfängliche Druckanstieg in den sanfteren des Kurvengipfels übergeht, nur Andeutungen von einer oder zwei solchen Schwingungen erkennen lassen.

Der Herzstoß und die Hertzöne. Die Tätigkeit des Herzens ist an der Brustwand fühlbar, manchmal auch sichtbar im 5. linken Zwischenrippenraum, neben dem Brustbein. In der Regel ist es die in der Systole hart werdende Spitze des Herzens, welche die Brustwand vorwölbt, gegen die sie durch die sich streckende Aorta gedrängt wird. Die Deformation der Brustwand kann auf verschiedene Weise aufgezeichnet werden; die Kurve ist als Spitzenstoß oder Kardio-

gramm bekannt. Ihre Form ist individuell verschieden und wechselt auch mit der Körperhaltung und mit der Füllung des Herzens.

Mit dem Anfangsteil und dem Endstück der Kurve fallen zeitlich Schallerscheinungen zusammen, die Herztöne. Man beobachtet sie, indem man das Ohr an die Brustwand legt, eventuell noch einen leitenden oder resonierenden Körper, (Stethoskop, Phonendoskop), dazwischenbringt. Die Schallerscheinungen sind, je nach dem Orte, an welchem gehorcht wird, etwas verschieden, haben aber das gemeinsame, daß sie in jeder Periode aus zwei Schällen bestehen, von welchen der eine, etwas länger dauernde, dumpf, der andere kurz und klappend ist. Diese Schälle sind keine Töne im Sinne der Akustik, sondern kurze Geräusche, in denen Schwingungen bestimmter Tonhöhe (und zwar tiefere Schwingungen im 1. Ton) vorherrschen. In der klinischen Ausdrucksweise werden sie als Töne bezeichnet im Gegensatz zu den langgezogenen blasenden etc. Geräuschen, die in pathologischen Fällen sie begleiten oder an deren Stelle treten. Der oben als dumpf bezeichnete Schall heißt der erste, der scharf begrenzte der zweite Herzton. Die Unterscheidung dieser beiden „Töne" wird noch dadurch erleichtert, daß sie bei ihrer regelmäßigen Wiederkehr einen eigentümlichen Rythmus innehalten, indem das Intervall zwischen 1. und 2. Ton kürzer ist als zwischen dem 2. Ton des vorausgegangenen und dem 1. des nachfolgenden Herzschlags.

Die Stärke dieser beiden Töne ist verschieden, je nach dem Orte der Brustwand, der bchorcht wird. An der Herzspitze d. h. an dem Orte des Spitzenstoßes, ist der erste Ton der lautere, während im zweiten Interkostalraum zu beiden Seiten des Brustbeins, d. h. über den großen Arterien der zweite Ton bei weitem überwiegt. Es wird schon dadurch wahrscheinlich, daß der zweite Ton durch den Schluß der arteriellen Klappen bedingt ist, und diese Erklärung wird gesichert durch die Erfahrung, daß er sehr geschwächt wird oder ganz verschwindet, wenn die Spannung der Klappe fehlt, wie z. B. am blutleeren Herzen. In analoger Weise ist man geneigt, in dem ersten Herzton den Ausdruck des Schlusses der venösen Klappen zu erblicken. Indessen kann er nicht allein als solcher aufgefaßt werden, weil bei Verhinderung des Klappenschlusses der erste Ton nicht verschwindet, sondern mit nur geringer Schwächung fortbesteht (vgl. Krehl, A. f. P. 1889, 253). Man muß daher den ersten Ton als Kombination von Klappenton und Muskelton auffassen, da bekannt ist, daß jeder Muskel bei seiner Kontraktion Schallerscheinungen erzeugt.

Als Zeichen für die Klappenschlüsse haben die Herztöne bezw. die an ihre Stelle tretenden Geräusche eine hohe klinische Wichtigkeit. Sie gestatten innerhalb einer Herzperiode ganz bestimmte Zeitmomente festzulegen. Es ist daher vielfach versucht worden, ihre zeitliche Be-

ziehung zu dem Herzstoß zu bestimmen. Diese Bestrebungen haben indessen erst in neuerer Zeit zu zuverlässigen Resultaten geführt, nachdem es gelungen ist, die Herztöne durch registrierende Apparate gleichzeitig mit dem Herzstoß aufzunehmen. Die bisher vollkommensten Versuche dieser Art rühren von Einthoven her (1894 A. g. P. 57, 617).

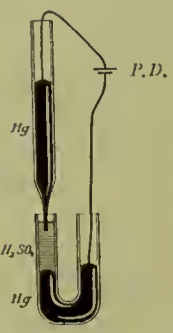


Fig. 21. Schema des Kapillarelektrometers. Hg Quecksilber, H_2SO_4 verdünnte Schwefelsäure, P. D. Potentialdifferenz im Verbindungsdraht.

Er ließ die Herztöne durch ein auf die Brustwand aufgesetztes Stethoskop auf ein Mikrophon wirken. Indem letzteres den Strom eines konstanten Elementes veränderte, entstanden in einer sekundären Spirale Induktionswirkungen, die ein Kapillarelektrometer (vgl. das Schema des Instrumentes Fig. 21) im starke Bewegungen versetzten. Das Ergebnis dieser Versuche wird durch Fig. 22 dargestellt, in welcher die ausgezogene Kurve den Herzstoß, die unterhalb befindlichen schraffierten Ränder die Herztöne in bezug auf ihre zeitliche Lage und Dauer andeuten. Wie man sieht, tritt der erste Ton an der Herzspitze etwas vor dem Beginn des Herzstoßes auf. Dies liegt wohl nur an der Trägheit, mit welcher sich die Bewegung des Herzens durch die Brustwand auf das registrierende Instrument überträgt. Man darf daher vermuten, daß erster Herzton und Kammerkontraktion gleichzeitig einsetzen, wie von einem Kontraktionston zu erwarten ist. Der

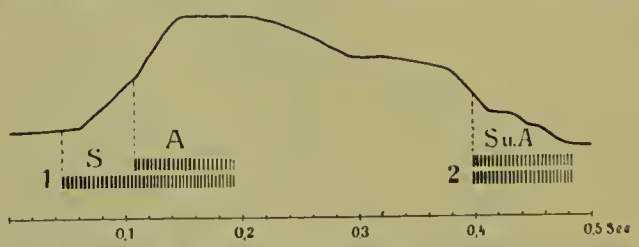


Fig. 22. 1 erste, 2 zweite Herztöne, S an der Spitze des Herzens, A über den großen Arterien. Die unterhalb gezeichneten Zeitmarken lassen die Beziehungen zum Herzstoß (oberste Kurve) erkennen. Nach Einthoven.

zweite Ton fällt in den absteigenden Schenkel des Kardiogramms; er ist (nach den oben angestellten Erörterungen) das Zeichen für den Schluß und die Nachschwingungen der arteriellen Klappen.

Von großem Interesse ist, daß der erste Ton zu verschiedener Zeit erscheint, je nachdem die Registrierung an der Herzspitze oder im zweiten Interkostalraum geschieht. Im letzteren Falle kommt der erste Herzton merklich später zur Darstellung, und zwar erst, nachdem die Hälfte des Anstiegs der Herzstoßkurve abgelaufen ist. Es

entspricht dies ungefähr dem Zeitpunkt, in dem die Aortenklappen sich öffnen, so daß man annehmen muß, daß der erste über den großen Arterien hörbare Ton entweder dadurch zustande kommt, daß das aus dem Herzen einströmende Blut die gespannten Arterien zu Schwingungen veranlaßt, oder daß der in der Kammer entstehende Ton erst dann in den großen Arterien nachweisbar wird, wenn die arteriellen Klappen sich öffnen. In dem einen wie in dem anderen Falle markiert der erste Ton über den Arterien den Moment der Öffnung der arteriellen Klappen und da der zweite Ton ihren Schluß anzeigt, so muß zwischen diesen beiden Tönen jener Zeitabschnitt eingeschlossen liegen, während dessen das Blut aus der Kammer in die Arterien übertritt, ein Zeitraum, der als Entleerungs- oder Austreibungszeit der Kammer bezeichnet wird (s. o.). Dieser Zeitraum schwankte in Versuchen von Einthoven an einem gesunden Individuum zwischen 0,312 und 0,346 Sek., war also im Mittel $\frac{1}{3}$ Sek. lang, was oben bei Berechnung der lebendigen Kraft des Blutes aus seiner mittleren Stromgeschwindigkeit auch angenommen wurde.

In jüngster Zeit hat Einthoven, bei im übrigen gleicher Versuchsanordnung, die Herztöne mit dem Seitengalvanometer aufgenommen, wodurch die Darstellung getreuer wird und reicher an Besonderheiten. Es hat sich dabei herausgestellt, daß das Kardiophonogramm wie Einthoven die Kurve nennt, ebenso von Person zu Person verschieden ist, wie das Elektrokardiogramm, und daß außer den beiden vorerwähnten Herztönen auch noch andere vom Herzen kommende Schälle zur Aufzeichnung gelangen, wenn auch nicht mit der gleichen Regelmäßigkeit. Diese akzessorischen Schälle sind teils präsystolische (bisher nur in pathologischen Fällen beobachtet), teils inter- und postsystolische, d. h. die Schälle finden sich zwischen dem ersten und zweiten, oder nach dem zweiten Tone. Besonders merkwürdig ist das relativ häufige Vorhandensein eines dritten sehr schwachen Tones, der sich auskultatorisch nur ganz ausnahmsweise wahrnehmen läßt und nicht als der zweite Schlag eines sog. gespaltenen zweiten Herztones aufgefaßt werden darf (Onderzoekingen, Leiden, 1908, 7, 45 u. 61). Nach Einthoven handelt es sich wahrscheinlich um eine nachträgliche Schwingung der Aortenklappen, die mit dem sog. Nebenschlag des Pulses (s. u.) in Beziehung stehen dürfte (a. a. O. 74).

Vierter Teil.

Die Bewegung des Blutes und der Lymphe.

Nachdem das Herz als Motor des Kreislaufs auf seine wichtigsten Eigenschaften untersucht worden ist, seien nun die Strömungserscheinungen in den Gefäßen einer näheren Betrachtung unterworfen. Vor allem wird es sich empfehlen auf Grund der bekannten anatomischen Konfiguration des Gefäßsystems übersichtlich festzustellen, welches Verhalten von Blutgeschwindigkeit und Blutdruck längs der Bahn des Kreislaufes erwartet werden darf. Als Ausgangspunkt für die Betrachtung dient am besten die schematische Versuchsanordnung, die schon oben S. 43 benützt worden ist. Sie bestand aus einem mit Wasser gefülltem Druckgefäß, aus dem der Ausfluß erfolgte durch ein einfaches, grades, horizontales und überall gleichweites Rohr. Jeder Querschnitt desselben liefert, wie oben besprochen, ein gleiches Sekundenvolum; ferner herrscht in Anbetracht des unveränderlichen Querschnitts überall dieselbe Stromgeschwindigkeit. Unter Stromgeschwindigkeit ist hier die „mittlere" verstanden, d. h. die aus der Division des Sekundenvolums durch den Querschnitt errechnete Weglänge, welche die Wasserteilchen in der Sekunde zurücklegen, wobei vorausgesetzt wird, daß alle durch den Querschnitt tretenden Teilchen dieselbe Geschwindigkeit besitzen. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall, vielmehr nehmen die an der Röhrenwand gelegenen und sie benetzenden Teilchen überhaupt nicht an der Strömung teil, sie haben die Geschwindigkeit Null, die übrigen aber eine um so größere, je näher sie der Achse des Rohres liegen. Findet die Strömung nur in der Richtung der Achse statt, was für enge Röhren zutrifft, so ist, wie von Kries gezeigt hat, die Stromgeschwindigkeit in der Achse (die maximale Geschwindigkeit) gerade

doppelt so groß als die mittlere. (Beiträge zur Physiologie, Festschr. f. C. Ludwig, Leipzig 1887, S. 101.)

Ist einmal ein Wasserteilchen in die überall gleichweite Röhre eingetreten, so wird es auf seinem ganzen Wege durch dieselbe seine Geschwindigkeit beibehalten, verschiedene Wasserteilchen werden aber im allgemeinen verschiedene Geschwindigkeiten annehmen und daraus folgt jene innere Reibung der Flüssigkeit, deren druckverzehrende Wirkung bereits oben beobachtet wurde; eine Reibung zwischen der Röhrenwand und der benetzenden Flüssigkeitsschicht findet nicht statt. In dem angezogenen Schema ist die Reibung in jedem Längenelement der Röhre gleich groß, der Druckabfall ist daher ein geradliniger.

Der Druckverlust durch Reibung hängt seiner Größe nach außer von den Dimensionen der Röhre und der Stromgeschwindigkeit in sehr hohem Grade von der Natur der Flüssigkeit und deren Temperatur ab. Nach den Versuchen von Hirsch und Beck (1901, Arch. f. kl. Med. 69, 503) ist die Reibung des menschlichen Blutes 5 mal größer als die des Wassers von Körpertemperatur. Hürthle (1900, A. g. P. 82, 415) fand die Reibung des Hundeblutes 4,7, des Katzenblutes 4,2, des Kaninchenblutes 3,3 mal größer als Wasser. Merkwürdigerweise hat die Art der Ernährung einen sehr deutlichen Einfluß auf die innere Reibung des Blutes. Die Reibung des Blutes ist hauptsächlich bedingt durch die Körperchen; die Reibung des Serums ist nur 50 % größer als die des Wassers (Hirsch und Beck a. a. O.). Daher die Abnahme der Viskosität des Blutes nach einem Aderlaß (Burton-Opitz, 1900 A. g. P. 82), infolge Verdünnung des Blutes durch die eindringende Gewebsflüssigkeit. Viskosität und Hämoglobingehalt stehen in einem nahezu konstanten Verhältnis (W. Heß, 1907, D. Arch. f. klin. Med. 94). Das venöse Blut, dessen Körperchen vergrößert sind, hat eine größere Viskosität als das arterielle (Tissot, 1907, Fol. hämatol. 4 Nr. 4).

Die Bestimmung der Viskosität des Blutes geschieht in der Regel durch Messung der Strömungszeit einer gegebenen Menge durch eine Kapillare von einigen Zehntel-Millimeter Durchmesser. Im Vergleich hierzu kann der Durchmesser der Blutkörper vernachlässigt und das Blut als eine homogene Flüssigkeit betrachtet werden. Bei Durchströmung engerer Röhren ist dies aber nicht mehr zulässig, so daß die oben mitgeteilten experimentellen Daten auf den Kapillarkreislauf nicht mehr Anwendung finden können. Hier muß die Reibung des Blutes verglichen mit Serum sehr viel mal größer sein als aus den oben mitgeteilten Bestimmungen hervorgeht.

Um den Verhältnissen des Kreislaufs etwas näher zu kommen sei nun das gleichweite Rohr ersetzt durch eines von wechselnder Weite.

Fig. 23 stellt ein solches aus drei Abschnitten bestehend dar. Der erste und dritte Abschnitt haben gleichen Durchmesser, der mittlere Abschnitt einen 5mal größeren; es verhalten sich somit die Querschnitte wie 1 : 25.

Es ist ohne weiteres klar, daß die Volumgeschwindigkeit auch hier für jeden Querschnitt die gleiche sein muß. Die mittlere Stromgeschwindigkeit ist dagegen in der zweiten Abteilung 25 mal kleiner, denn nur so ist die gleiche sekundliche Lieferung auch für den großen Querschnitt möglich. Betrachtet man das Verhalten des Drucks in den eingesetzten Steigröhren, so zeigt sich in dem ersten und dritten Abschnitt ein gleich steiler, gegen das offene Röhrenende gerichteter Druckabfall, dagegen in dem Mittelstück keine Druckabnahme sondern ein kleiner Druckzuwachs. Bei genauerer Betrachtung findet man in dem Mittelstück folgende Druckänderungen: Zuerst beim Über-

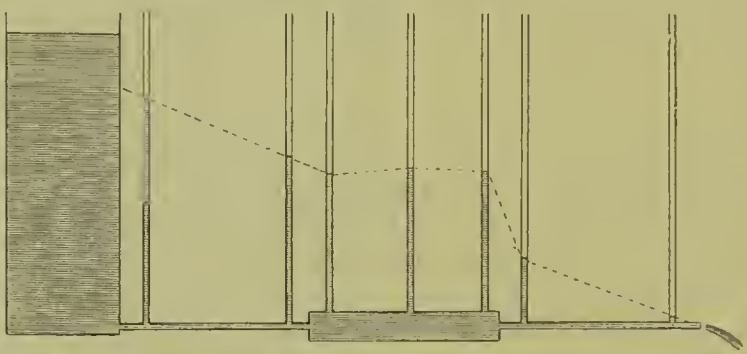


Fig. 23. Druckgefälle in einem Rohr von wechselnder Weite.

gang aus dem engem in das weite Rohr ein deutlicher, wenn auch nicht sehr beträchtlicher Druckabfall, dann ein Steigen des Drucks bis gegen die Mitte der weiten Röhre, darauf ein sehr geringes Sinken, endlich ein steiler Druckabfall beim Übergang aus dem weiten in das enge Rohr. Vgl. C. Ludwig, 1861, Lehrbuch, 2. Aufl. S. 62.

Was zunächst den geringen Druckabfall beim Eintritt der Flüssigkeit in das weite Rohr betrifft, so ist er durch die hier auftretenden Wirbel bedingt, die man bei durchsichtigen Röhren beobachten kann, wenn dem Wasser Bärlappsamen oder ein anderes leichtes Pulver beigemengt wird. Die mit der Wirbelbewegung einhergehende Reibung läßt den Druckverbrauch verständlich erscheinen.

Am überraschendsten ist die weiterhin in der Richtung der Strömung stattfindende Druckzunahme. Es ist indessen zu berücksichtigen, daß gerade an dieser Stelle die mittlere Stromgeschwindigkeit auf $^1/_{25}$ ihres Wertes herabsinkt und damit der größte Teil der lebendigen Kraft der Flüssigkeit verloren geht. Er wird, wie der Versuch nicht bezwei-

feln läßt, wenigstens z. T., in Volumenergie zurückverwandelt, was in Form eines Druckzuwachses in Erscheinung tritt. Umgekehrt muß bei dem Übergang aus dem mittleren weiten Abschnitt in den letzten engen die frühere Geschwindigkeit bezw. lebendige Kraft der Flüssigkeit wieder erzeugt werden, woraus ein starker Druckabfall resultiert.

Der eben beschriebene Versuch ist nicht ohne Bedeutung für die Vorgänge im Gefäßsystem. Es ist anatomisch festgestellt, daß die Aufteilung der Gefäßstämme stets so stattfindet, daß die Summe der Querschnitte der Zweige größer ist als der des Stammes. Mit zunehmender Vergrößerung des Gesamtquerschnittes muß aber die mittlere Stromgeschwindigkeit proportional abnehmen, so daß aus der verschiedenen Geschwindigkeit des Blutes in den einzelnen Abschnitten seiner Bahn ein Schluß auf die Veränderung des Gesamtschnittes möglich wäre. Leider ist die Kenntnis dieser Werte noch sehr unvollkommen. Nimmt man die mittlere Stromgeschwindigkeit in der menschlichen Aorta, wie oben S. 49, zu 130 mm/sek an und die in den Kapillaren zu 0,5 mm/sek, so würde daraus eine Verbreiterung des Strombettes auf das 260 fache folgen.

Genauere Angaben über die Konfiguration der Strombahn besitzt man beim Hunde für das Gebiet der Art. mesenterica superior (Mall, 1887, Leipziger Abh. 14, 162) und für das der Arteria Pulmonalis (Miller, 1893, J. of Morphology 8, 180). Hierüber gibt die nachstehende Tabelle einen Überblick.

Name	Einzel-			Zahl	Gesamt-		
	Durchmesser	Querschnitt	Umfang		Durchmesser	Querschnitt	Umfang
Art. mes. sup.	3 mm	7 mm^2	9,4 mm	1	3 mm	7 mm^2	9,4 mm
Darmkapillaren	7 μ	38,5 μ^2	22 μ	$71{,}5 \cdot 10^6$	60 mm (1:20)	2800 mm^2 (1:400)	1600 m (1:170000)
Art. pulmonalis	15,5 mm	181 mm^2	48,5mm	1	15,5 mm	181 mm^2	48,5 mm
Lungenkapillaren	7 μ	38,5 μ^2	22 μ	$600 \cdot 10^6$	171 mm (1:11)	23000mm^2 (1:130)	13000 m (1:270000)

Man sieht, daß das Kapillargebiet der Pulmonalis einen etwa 130 fach, das der Mesenterica einen etwa 400 fach größeren Gesamtquerschnitt besitzt als die Stammarterie. Man sollte demnach einen Druckgewinn beim Übergang in die Kapillaren erwarten, wenn es sich eben um nichts anderes handelte, als nur um die Vergrößerung des Gesamtquerschnittes. Groß würde der Druckgewinn allerdings niemals sein können, weil wie oben gezeigt wurde, der als lebendige Kraft des

Blutes zum Vorschein kommende Teil der Herzarbeit überhaupt sehr klein ist, und kaum mehr als $^1/_{250}$ der ganzen Arbeit ausmacht.

Weit größere Bedeutung hat der Umstand, daß die Vergrößerung des Gesamtquerschnittes unter starker Aufteilung des Stammes geschieht, derart, daß dem einfachen Stamme 600, bezw. 71 Millionen Kapillaren gegenüberstehen mit einer Umfangsumme von 13 bezw. 1,6 km. Das Blut fließt in den Kapillaren gewissermaßen in äußerst dünner Schicht über einen Flächenstreifen, dessen Breite 13 bezw. 1,6 km beträgt. Dabei ist seine mittlere Geschwindigkeit, nicht etwa im gleichen Verhältnis verringert, sondern nur etwa 130—400 mal kleiner als in der Stammarterie. Hieraus folgt notwendig eine bedeutende Zunahme der Reibung. Im Sinne einer Vergrößerung der Reibung wirkt ferner der Umstand, daß das Blut keine homogene Flüssigkeit ist, sondern Körperchen enthält, deren Durchmesser dem der Kapillaren gleichkommt. Es muß daher in dem Kapillargebiet die wachsende Reibung in viel höherem Maße das Druckgefälle beherrschen als die druckspärende bezw. druckspeichernde Wirkung der Vergrößerung des Gesamtquerschnittes, mit anderen Worten, es ist im Kapillargebiet ein ansehnlicher Druckverlust zu gewärtigen.

Dies wird durch den Versuch durchaus bestätigt. Mißt man den Druck im Arteriensystem, so findet man ihn überall hoch und vom Herzen bis zu den vorkapillaren Zweigen nur wenig abnehmend. In den Venen ist dagegen der Druck überall niedrig und das Gefälle von den Venenwurzeln bis zur Vena cava gering. Der wesentliche Druckabfall und die hauptsächliche Aufzehrung der Herzarbeit findet demnach in dem relativ kurzen Stück des kapillaren Gefäßbezirkes statt. Hierzu ist indessen zu bemerken, daß infolge der veränderlichen Weite der Arterien der Ort stärkster Reibung und größten Druckgefälles sich auch stromaufwärts verschieben kann.

Bisher wurden den Erörterungen über die Verteilung der Geschwindigkeit und des Drucks innerhalb des Gefäßsystems Modelle aus starrwandigen Röhren zugrunde gelegt. Um zu ermessen, welche Bedeutung die Elastizität der Gefäße für die Kreislauferscheinungen besitzt, seien einige Versuche mit dem in Fig. 24 angedeuteten Schema ausgeführt. Dasselbe besteht:

1. Aus einer Saug- und Druckpumpe an Stelle der Herzkammer, deren Klappen K, K nur eine Strömung von links nach rechts erlauben.
2. Aus einem starkwandigen elastischen Schlauch von 10 m Länge. Er ist an das Ausströmungsventil der Pumpe angesetzt und ersetzt das Arteriensystem.

3. Aus einem Strömungswiderstand, bestehend aus einem kurzen Rohr, das mit Schwammstücken angefüllt ist und das Kapillarsystem darstellen soll.
4. Aus einem weiten und dünnwandigen Schlauch von 5 m Länge an Stelle des Venensystems.
5. Aus einem dünnwandigen Kautschukbeutel, der dem Saugventil der Pumpe vorgelegt ist und den Vorhof vertritt.

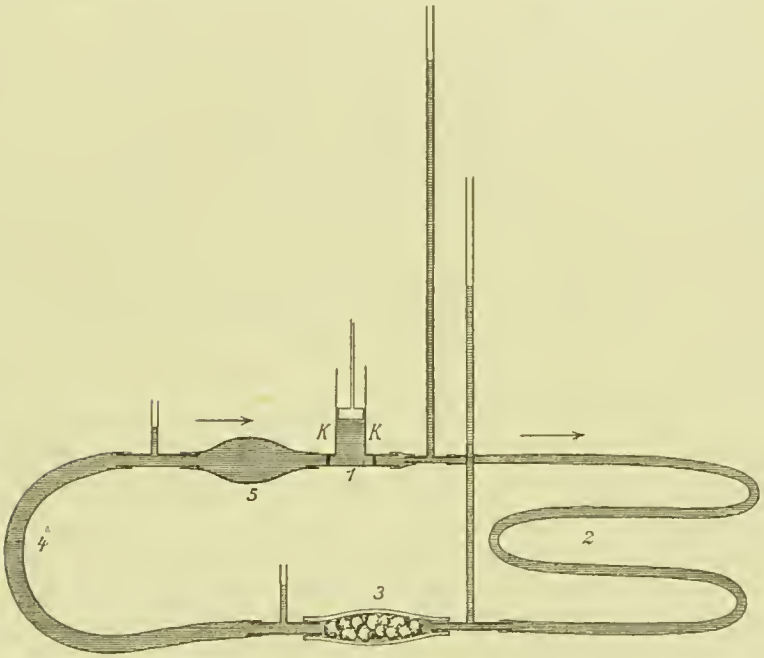


Fig. 24. Schema des Blutkreislaufes. 1 Pumpe, K, K deren Klappen, 2 arterieller, 4 venöser Schlauch, 3 Reibungswiderstand an Stelle des Kapillarsystems, 5 schlaffer Kautschukbeutel an Stelle des Vorhofs. An der Grenze je zweier Abteilungen sind Steigrohre eingesetzt.

Endlich sind noch in den Anfang und das Ende des arteriellen wie des venösen Schlauches Steigröhren eingesetzt [1]).

Solange die Pumpe in Ruhe ist, stellt sich die Flüssigkeit in allen Teilen des Apparats auf gleiche Höhe, etwa 10 cm Wasser ein. Der überall gleiche Druck entspricht der Füllung des Gefäßsystems an der Leiche. Tritt die Pumpe in Tätigkeit, so ändert sich sofort der Druck in allen Teilen des Systems, indem er in der Arterie steigt, in der Vene sinkt, bis die Druckdifferenz genügt, um eine der Pumpenförderung gleiche Flüssigkeitsmenge (pro Zeiteinheit) aus der Arterie in die Vene

[1]) Ein derartiges, etwas einfacher gebautes Schema ist zuerst von E. H. Weber 1850 zur Erläuterung der Vorgänge im Kreislauf benützt worden. Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 6.

überzutreiben. Je größer der Widerstand in dem Kapillarsystem ist, eine desto größere Druckdifferenz ist hierzu nötig, eine um so größere Ausdehnung, Füllung und Spannung des arteriellen Schlauches wird sich einstellen.

Ist der Widerstand in den Kapillaren konstant, so stellt sich unter Vermittlung dieser Druckdifferenz sehr bald ein stationäres Fließen ein, wobei trotz sehr verschiedenen Druckes und verschiedener Querschnitte überall dieselbe Volumgeschwindigkeit herrscht. Ähnlich wie eine Änderung im Widerstand der Kapillaren wirkt eine Änderung der Herztätigkeit: Wächst die von der Pumpe geförderte Flüssigkeitsmenge, so nimmt die Druckdifferenz zwischen Arterie und Vene zu. Stärkere Füllung des ganzen Systems und entsprechend erhöhter Anfangsdruck wird die Verhältnisse im arteriellen Teil des Schemas nicht merklich verändern, solange die Pumpe gleiche Leistung vollbringt. Die stärkere Füllung wird sich vorwiegend im venösen Abschnitt fühlbar machen. Über das Verhalten der Stromgeschwindigkeit in den verschiedenen Abschnitten des Kreislaufes gibt das Schema keinen mit den natürlichen Verhältnissen vergleichbaren Aufschluß, da sein Gesamtquerschnitt sich nur wenig ändert.

Ein zweiter durchgreifender Unterschied zwischen Arterie und Vene bezieht sich auf die mit der Tätigkeit der Pumpe einhergehenden Druckschwankungen. Diese als „Pulse" bekannten Schwankungen finden sich deutlich nur in der Arterie, nicht oder kaum angedeutet in der Vene, so daß der Druck in letzterer als konstant angesehen werden darf. Auch dies entspricht den wirklichen Verhältnissen. Mag es verständlich erscheinen, daß der Puls durch den Widerstand des Kapillarsystems nicht hindurchtritt, so bleibt doch auffallend, daß die rhythmischen Saugwirkungen der Pumpe nicht zu einem Venenpuls führen. Hierfür ist der schlaffe Beutel verantwortlich zu machen, welcher ebenso wie der Vorhof des Herzens als elastisches Reservoir der Pumpe vorgesetzt ist. Die von der Pumpe geförderte Wassermenge, die im arteriellen Schlauch starke Druckschwankungen hervorruft, ist auf der venösen Seite nahezu ohne Wirkung.

Beobachtet man die Druckschwankungen in der Arterie, so findet man sie

in Manometer I zwischen 106 und 140 cm Wasser, Mitteldruck 123,
in Manometer II „ 100 „ 118 „ „ „ 114.

Als Mitteldruck ist hier das arhythmetische Mittel zwischen dem maximalen und minimalen Druck angenommen, was zulässig ist bei Druckschwankungen, die annähernd symmetrisch um den Mitteldruck stattfinden. Die Abnahme des Mitteldrucks von I gegen II erklärt sich aus dem Druckverlust durch die Strömung. Außer der verschiedenen Größe

der Schwankung ist aber noch auffällig ihr ungleichzeitiges Auftreten. Wird die Pumpe nach dem Schlage eines Metronoms alle 2 Sekunden niedergedrückt, so sieht man deutlich die beiden Manometer in entgegengesetzter Richtung schwingen und unterbricht man auf kurze Zeit die Arbeit der Pumpe, so bemerkt man, daß der letzte Stoß ziemlich genau nach einer Sekunde zu dem zweiten Manometer gelangt. Er durchläuft also 10 m Schlauch in etwa einer Sekunde. Es ist ganz ausgeschlossen, daß in dieser Zeit die von dem Pumpenstoß eingetriebene Flüssigkeit den ganzen Schlauch durcheilt. Die Wasserförderung beträgt 24 cm^3 bei jedem Pumpenstoß d. i. in 2 Sekunden. Ist der Querschnitt des Schlauches 0,8 cm^2, so berechnet sich die mittlere Stromgeschwindigkeit zu 30 cm/2 sek oder 15 cm/sek. Gibt man der maximalen Geschwindigkeit der Wasserteilchen in der Achse des Rohres den doppelten Wert, so ist dies doch erst $^1/_{33}$ des Weges, den die Druckschwankung zurücklegt. Man sieht also, daß es nicht das eingepumpte Wasser ist, welches in einer Sekunde 10 m weit vordringt, sondern daß es sich hier um die Ausbreitung einer Bewegung handelt, die über den Strom hinwegläuft und eingeleitet wird durch die bei jedem Pumpenstoß örtlich eintretende Ausweitung des Schlauches. Die mit der Ausweitung verbundene Drucksteigerung wirkt auf den nächstvorliegenden Röhrenabschnitt usw., so daß in kurzer Zeit die örtliche Störung über die ganze Länge des Schlauches hinweggeeilt ist. Eine solche Bewegung, die regelmäßig fortschreitend die hintereinanderliegenden Teile eines Körpers in gleicher Weise ergreift, nennt man eine Welle, die vorliegende speziell eine Schlauchwelle. Die Bewegung der Wasserteilchen ist dabei keine geradlinig fortschreitende, sondern eine in schlingenförmig gekrümmter Bahn in die Nähe des Ausgangspunktes zurückkehrende Schwingung.

Die Welle gelangt nicht unverändert an das Ende des Schlauches; sie verliert, wie die Beobachtung ergibt, an Höhe. Dies ist nicht in der Natur der Wellenbewegung begründet, sondern eine Folge der Reibung. Je enger der Schlauch und je zäher die Flüssigkeit, desto mehr wird die Welle im Fortschreiten verflacht (und verbreitert). Hierbei wird die lebendige Kraft der Wellenbewegung in Wärme umgesetzt.

Ist nun die Welle an das Ende des Arterienschlauches gelangt, so wird ihr Übertritt in den Venenschlauch verhindert durch den großen Reibungswiderstand in dem schematischen Kapillarsystem (3 der Figur). Verringerung des Widerstandes läßt die Welle zum Teil in den Venenschlauch übertreten. Der Rest oder bei genügend großem Widerstande die ganze Welle wird indessen an dem Orte der plötzlich zunehmenden Reibung nicht vernichtet sondern zurückgeworfen. Läßt man die Pumpenstöße in relativ langen Intervallen, etwa alle 4 oder 5 Sekunden aufeinanderfolgen, so bemerkt man zunächst, daß bei jedem Pumpenschlag die Druckschwankung im Mano-

meter II 1 Sekunde nach der im Manometer I auftritt. Damit ist aber der Vorgang nicht zu Ende, denn wieder eine Sekunde später erscheint die Schwankung neuerdings im Manometer I und so weiter abwechselnd in den beiden Manometern, bis die Welle infolge der Reibung bis zur Unkenntlichkeit verkleinert ist. Die Welle wandert also so lange zwischen dem Kapillarwiderstand und der arteriellen Klappe hin und her, bis sie unmerklich wird.

Indem eine solche Welle in dem Schlauche hin und her wandert, wird sie bald mit dem Strom gehen oder stromläufig sein, bald gegen den Strom, also gegenläufig sein. Im ersteren Falle wird ihr Anstoß die Geschwindigkeit des Stromes am Ort der Welle vergrößern, im zweiten Falle vermindern, während der Druck in jedem Falle eine Zunahme erfahren wird. In dem gleichsinnigen oder ungleichsinnigen Verhalten von Geschwindigkeit und Druck an dem beobachteten Schlauchquerschnitt liegt somit ein Kennzeichen dafür, ob die in dem Schlauch ablaufenden Wellen strom- oder gegenläufig sind (v. Kries, Studien zur Pulslehre, 1892).

Bisher ist nur von Wellen die Rede gewesen, welche durch Einpressung von Flüssigkeit, also unter Vergrößerung des Druckes und des Schlauchdurchmessers zustande kommen (Bergwellen). Es gibt aber auch Wellen, die dadurch angeregt werden, daß Füllung und Schlauchdurchmesser irgendwo abnehmen. Eine solche negative oder Talwelle wird sich ebenfalls über den Schlauch ausbreiten, wobei Stromläufigkeit mit Abnahme von Druck und Geschwindigkeit, Gegenläufigkeit mit Druckabnahme und Geschwindigkeitszunahme verbunden sein werden. Die Erregung einer solchen Talwelle findet in der Aorta kurz vor Schluß der Klappen statt, welcher, wie oben erörtert wurde, durch eine vorübergehende Rückströmung des Blutes in die Kammer eingeleitet wird. Die gleichzeitige Untersuchung der Druck- und Geschwindigkeitsänderungen im Bereiche des Arteriensystems verspricht daher Aufschlüsse über die Art und Richtung der Wellen, die in ihm ablaufen.

Aufschreibung der Druckänderungen ohne Öffnung der Arterie. An einem freiliegenden Schlauch genügt es einen Fühlhebel aufzulegen, um die Änderungen des Durchmessers und damit die des Druckes zu erfahren. Am Lebenden muß die Spannung der Gewebe und der Arterienwand zu einem großen Teil aufgehoben werden, damit der Blutdruck auf das registrierende Instrument wirken kann. Hierzu dient eine zwischen Arterie und Hebel eingeschaltete Blattfeder mit Druckknopf, die über der pulsierenden Stelle, meist die Arteria radialis, befestigt werden. Die Bewegungen des Druckknopfes werden durch den Hebel mit etwa 50-facher Vergrößerung auf berußtes Papier übertragen. Die Anforderungen, die an ein solches Instrument vom Standpunkt der Technik gestellt werden müssen, damit es zu einer getreuen

Aufzeichnung der fraglichen Bewegungen geeignet ist, ergeben sich aus den theoretischen Arbeiten von O. Frank (1903, 1904, Z. f. B. 44, 445; 45, 480). In Verbindung mit J. Petter hat er einen Sphygmographen konstruiert, welcher weitgehenden Anforderungen Genüge leistet. Gewisse Eigentümlichkeiten der Pulsbewegung lassen sich indessen auch mit weniger vollkommenen Instrumenten nachweisen.

Alle Pulskurven oder Sphygmogramme, welche die wechselnde Weite eines Arterienquerschnittes zur Aufzeichnung bringen, sind Darstellungen des Druckverlaufs in der Arterie. Man kann daher solche Pulse als Druckpulse bezeichnen. Im allgemeinen nimmt der Gefäßdurchmesser nicht proportional dem Drucke zu; für kleine Druckschwankungen ist indessen die Abweichung von der Proportionalität zu vernachlässigen. Der absolute Wert des Blutdruckes bleibt aber in jedem Falle unbekannt, weil nicht angegeben werden kann, ein wie großer Teil desselben durch Gewebsspannung kompensiert wird. Die Kurve gibt nur Auskunft über die Richtung und relative Größe der Druckschwankungen.

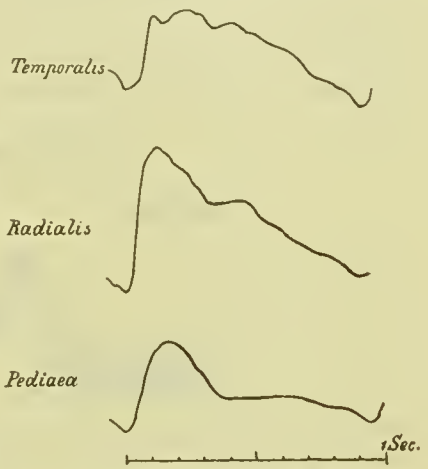


Fig. 25. Pulskurven von 3 Arterien eines gesunden Mannes.

Alle Pulskurven zeichnen sich aus durch steilen Anstieg und sanften Abfall. Ersterer ist bedingt durch die rasche Einpressung des Blutes während der Systole der Kammer, letzterer durch den langsamen Abfluß des Blutes aus den Arterien in die Venen. Der steile Anstieg führt zu einem ersten und höchsten Gipfel, dem „Hauptschlag", auf den dann im absteigenden Schenkel ein meist nur schwach ausgeprägter „Nebenschlag" folgt (v. Kries, 1892, Studien zur Pulslehre, S. 51). Zuweilen, namentlich in fieberhaften Zuständen tritt der Nebenschlag deutlicher hervor, so daß er auch mit dem Finger gefühlt werden kann, (dikroter Puls). Weitere Erhebungen der Kurve, Vorschläge im aufsteigenden Ast, Zwischenschläge zwischen Haupt- und Nebenschlag und Nachschläge nach dem letzteren können leicht durch Eigenschwingungen der Instrumente vorgetäuscht werden.

Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Pulskurve ist ihre örtliche Verschiedenheit. Jede Arterie hat ihre besondere Pulsform, wie aus Fig. 25 entnommen werden kann. Daraus folgt, daß der periphere Puls nicht einfach eine verkleinerte (und durch Reibung verflachte)

Wiederholung der Druckschwankungen in der Aorta sein kann. Die Beobachtungen Franks mit dem elastischen Spiegelmanometer lassen die Verschiedenheit zwischen zentralem und peripherem Puls deutlich erkennen (1905, Z. f. B. 46, 441). Vgl. Fig. 26. Die Pulskurve zeigt auch individuelle Unterschiede.

Die Pulskurve gibt bei bekannter Papiergeschwindigkeit Aufschluß über die Häufigkeit des Pulses, die in der Regel auf die Minute bezogen wird. Das gewöhnliche Verfahren ist Auszählung mit Hilfe einer Sekundenuhr. Die Pulse folgen einander nicht ganz regelmäßig; die Schlagzahl nimmt etwas zu während der Einatmung und nimmt ab während der Ausatmung. Für den erwachsenen Menschen sind 70 Pulse in der Minute bei körperlicher Ruhe das Normale. Alter, Geschlecht, Ernährung, seelische Vorgänge haben Einfluß auf die Pulszahl, vor allem aber Körpertemperatur und Muskeltätigkeit.

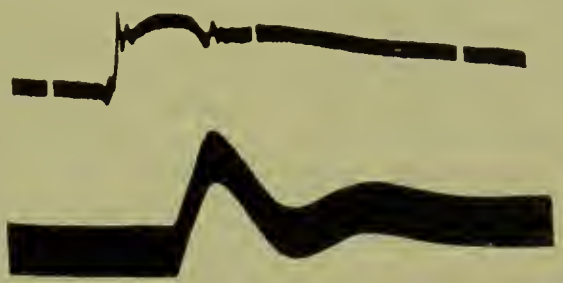


Fig. 26. Druckpulse der Aorta und Femoralis des Hundes. Die Unterbrechungen der oberen Kurve folgen einander in 0,3 Sek. (1905, Z. f. B. 46, 499).

Fühlt man die Pulse an zwei Arterien, so bemerkt man, daß sie im allgemeinen zeitlich nicht zusammenfallen. Die vom Herzen entferntere Arterie pulsiert später, wie es von einer vom Herzen kommenden Wellenbewegung zu erwarten ist. Die Verspätung beträgt stets nur Bruchteile einer Sekunde. Um sie zu messen, überträgt man die Pulsbewegung auf kleine mit Kautschukmembranen überzogene Luftkapseln, die durch gleichlange Schläuche mit entsprechend gebauten schreibenden Luftkapseln (Mareys tambour enregistreur) verbunden sind. Ist der Wegunterschied bekannt, den die Pulswelle vom Herzen zu der einen bezw. anderen Arterie zurückzulegen hat, so ergibt die Division desselben durch die Verspätung die mittlere Geschwindigkeit der Pulswelle in dem fraglichen Abschnitt des Gefäßsystems. Für den Menschen sind Werte von 6—8m/sek zwischen Karotis und Radialis normal. In pathologischen Fällen (Arteriosklerose) sind Werte bis zu 14 m/sek beobachtet (Tigerstedt, 1893, Physiol. des Kreislaufs, S. 384).

Sphygmomanometer. Der Puls peripherer Arterien läßt sich auch benützen zur Bestimmung des Blutdrucks in dem uneröffneten

Gefäße, ein Verfahren, das namentlich zur Bestimmung des menschlichen Blutdrucks in Frage kommt. Der Versuch wird fast ausnahmslos an der Brachialis angestellt und besteht darin, daß eine den Oberarm umfassende doppelwandige Kautschukmanschette solange aufgeblasen wird, bis in der Peripherie der Puls verschwindet. Apparate, welche auf diesem Prinzip fußend zuverlässige Messungen gestatten, sind hauptsächlich von v. Recklinghausen (1901—1906, A. e. P. 46, 78; 55, 375 u. 463; 56, 1) und Erlanger (1904, Johns Hopkins Hospit. Reports 12, 53 u. 145) ausgearbeitet worden. Bei Verbindung der komprimierenden Manschette mit einem Pulszeiger oder Pulsschreiber ist es möglich aus der Größe der pulsatorischen Druckschwankungen sowohl die maximale wie die minimale Höhe des Arteriendruckes zu bestimmen. Die Differenz zwischen beiden gibt den sog. Pulsdruck d. h. die Größe der pulsatorischen Druckschwankungen. Sie sind in Übereinstimmung mit den Ergebnissen guter manometrischer Messungen ein erheblicher Bruchteil ($^1/_3$—$^1/_4$) des maximalen Druckes. Letzterer wird in der Art. brachialis gesunder Menschen in der Regel zwischen 120 und 150 mm Hg. gefunden.

Verwandt mit diesem Verfahren ist die Messung des Kapillardruckes durch Bestimmung jener auf die Flächeneinheit wirkenden Kraft, welche die Haut erblassen oder beim Nachlassen erröten macht. Messungen dieser Art sind zuerst von N. v. Kries, (1875, Verh. Ges. d. Wiss., Leipzig 27, 149) in neuerer Zeit hauptsächlich von v. Recklinghausen (a. a. O.) ausgeführt worden. (Man vgl. auch Rotermund, Diss. Marburg 1904.) Die gefundenen Werte sind begreiflicherweise in hohem Maße von der Lagerung des untersuchten Körperteils abhängig.

Volumpulse. Die durch den Puls erzeugte periodische Erweiterung der arteriellen Gefäßdurchmesser führt zu rhythmischen Volumschwankungen der Körperteile, die aufgeschrieben werden können, wenn ein Gliederabschnitt in einen Raum mit unnachgiebigen Wänden eingeschlossen wird. Hierzu dienen zylindrische Blech- oder Glasgefäße, die mit Hilfe von Stoff- oder Kautschukmanschetten dem eingeführten Gliede dicht angeschlossen werden. Wird der Raum des Gefäßes mit einem Volumschreiber verbunden (Luftkapsel, Piston-Rekorder, Bellows-Rekorder), so erhält man Pulse, die nicht nur die Druckänderungen eines Arterienquerschnittes, sondern auch die Aufeinanderfolge dieser Änderungen in verschiedenen Querschnitten, also die Vorgänge der Wellenausbreitung darstellen. Sie müssen als Volumpulse von den Druckpulsen unterschieden werden. Ihre Form ist noch wenig untersucht. Setzt man den Blutstrom in den Venen des eingeschlossenen Gliedes als konstant voraus, so bedeutet Erhebung der Kurve Ansteigen des arteriellen Zustromes über den venösen Abstrom, Sinken der Kurve

Verminderung des Zustroms unter den Betrag des Abstroms. Die Volumschwankungen des Gliedes können leicht ermittelt und dadurch eine Vorstellung von der Pulsgröße gewonnen werden, d. h. von der Blutmenge, welche jeder Herzschlag in das untersuchte Gefäßgebiet schickt.

Das Verfahren kann auch benützt werden, um größere im Laufe der Zeit sich einstellende Volumschwankungen eines Körperteiles festzustellen, wie sie namentlich durch die Kontraktilität der Gefäßwände bedingt sind (A. Mosso, 1874, Ges. d. Wiss., Leipzig 26, 305) s. u. S. 85 ff. In neuerer Zeit ist das Verfahren benützt worden, um die in dem eingeschlossenen Gliede (Arm) vorhandene Blutmenge zu bestimmen und damit Einblick zu gewinnen in den Blutreichtum des ganzen Körpers (Morawitz, 1907, Volkmanns Vorträge Nr. 462). Der Arm wird durch eine Minute hoch gehalten, wobei sein Blutgehalt auf ein Minimum sinkt, hierauf der Oberarm mit einem Schlauch soweit umschnürt, daß die Arterie komprimiert wird. Der Arm wird nun in den volummessenden Apparat eingeführt und der komprimierende Schlauch wieder gelöst. Die Versuche an zahlreichen normalen Personen gaben in guter Übereinstimmung einen Blutgehalt von 3,5—4,8, im Mittel 4% des Armvolums.

Geschwindigkeitspulse. Wird der Raum, in den der Arm eingeschlossen ist, nicht durch einen Volumschreiber abgeschlossen, sondern durch eine nicht zu enge Öffnung mit der äußeren Luft in Verbindung gesetzt, so werden die rhythmischen Volumschwankungen des Arms nur dann zu merklichen Druckänderungen führen, wenn sie rasch geschehen und wenn der den Arm umgebende Luftraum nicht zu groß ist. In diesem Falle wird beim Wachsen des Armvolums etwas Luft verdrängt, beim Schwinden wieder eingesogen werden. Die Geschwindigkeit dieser Luftbewegung wird eine Funktion der Geschwindigkeit sein, mit der das Armvolum sich ändert, welche wiederum abhängig ist von der positiven oder negativen Differenz zwischen arterieller und venöser Stromgeschwindigkeit. Läßt man durch den starren Ärmel Leuchtgas hindurchströmen und entzündet es jenseits der Öffnung zu einer kleinen Flamme, so wird dieselbe bei wachsendem Armvolum vorgedrängt, bei abnehmendem zurückgesogen werden und die Änderungen der Flammenhöhe werden um so größer sein, je rascher die Volumänderungen vor sich gehen. Durch Registrierung der Flammenhöhe erhält man somit eine Darstellung der rhythmischen Änderungen der Blutgeschwindigkeit in der Arterie, indem die der Vene als konstant angenommen wird. Aus solchen Überlegungen ist der von v. Kries konstruierte Tachograph entstanden (A. f. P. 1887, 254), sowie eine von O. Frank neuerdings angegebene Modifikation desselben (1908, Z. f. B. 50, 303).

Schreibt man von ein und derselben Arterie sowohl die periodischen Änderungen des Drucks, das Sphygmogramm, als die periodischen

Änderungen der Geschwindigkeit, das Tachogramm, so erhält man, wie oben ausgeführt wurde, Aufschlüsse über die Frage, ob die Pulswellen alle in gleicher oder in verschiedener Richtung fortschreiten. Laufen nämlich in einem elastischen Schlauche neben einer stationären Strömung noch Wellen ab — wobei nur solche berücksichtigt werden sollen, die mit Erweiterung des Schlauches (und Drucksteigerung) einhergehen, sog. Bergwellen, — so wird durch Wellen, die mit dem Strome laufen, die Geschwindigkeit vergrößert (zu dem Druckmaximum gesellt sich ein Geschwindigkeitsmaximum), während dem Strom entgegenlaufende Wellen die Geschwindigkeit vermindern (das Druckmaximum ist verbunden mit einem Geschwindigkeitsminimum).

In Fig. 27 ist das Ergebnis einer solchen Übereinanderstellung von Druckkurven und Geschwindigkeitskurven von der Arterie brachialis dargestellt. Man sieht die Hauptschläge in beiden Kurven zeitlich

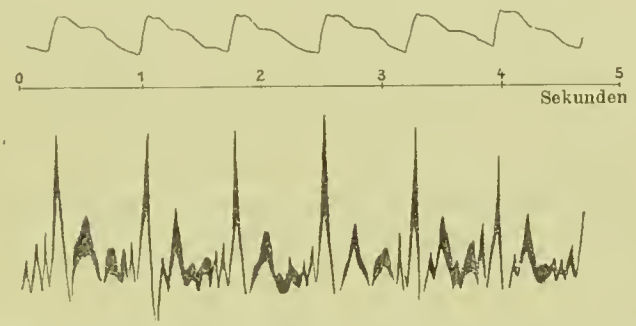


Fig. 27. Sphygmogramm (oben) und Tachogramm (unten) der Arteria brachialis. Nach v. Kries.

übereinstimmen, ebenso die Nebenschläge. Eine Verschiedenheit zeigt sich jedoch für die Zeit unmittelbar nach diesen Schlägen, insbesondere nach dem Hauptschlag, indem die Geschwindigkeitskurve sofort abfällt, ja sogar den tiefsten Stand in der ganzen Pulsperiode erreicht, während die Druckkurve hoch bleibt. Dieser hohe Druck bei gleichzeitiger minimaler Geschwindigkeit weist auf eine gegenläufige Welle hin, die der ersten stromläufigen unmittelbar folgt und wohl nur von einer Zurückwerfung in der Peripherie herrühren kann.

Durch den Nachweis einer Zurückwerfung erklärt sich auch die Verschiedenheit der Druckkurven in den einzelnen Arterien, die nicht nur auf Rechnung der Reibung gesetzt werden kann. Die verschiedene zeitliche Lage des Nebenschlages im Verhältnis zum Hauptschlag, sowie der verschiedene Reichtum der einzelnen Arterien an Zwischenschlägen weist darauf hin, daß die reflektierten Wellen je nach der Länge der Arterienstrecke zu verschiedener Zeit am Herzen anlangen und,

dort neuerdings zurückgeworfen, wieder in die Peripherie hinausgehen, wobei eine der Konfiguration des Arteriensystems entsprechende äußerst verwickelte Interferenz stattfinden muß.

Die Verteilung des Blutes im Körper.

Die Vorgänge im Kreislauf wurden bisher unter Voraussetzung stationärer Zustände geschildert. Dieser Annahme widerspricht allerdings die Tatsache des Pulses, durch den der arterielle Strom periodische Beschleunigungen erfährt. Gleichbleibende Verhältnisse könnten daher nur in dem venösen Teil des Kreislaufes herrschen. In Wirklichkeit ist dies aber nicht der Fall. Vielmehr erfährt die Blutmenge beständig Verschiebungen, indem sie sich bald mehr in den Venen, bald in den Arterien anhäuft. Ferner wechselt die Versorgung der einzelnen, aus der Aorta entspringenden Gefäßgebiete und endlich kann die Volumgeschwindigkeit im ganzen zu oder abnehmen.

Die Veranlassungen hierfür sind sehr mannigfaltig: Änderungen der Menge und der Beschaffenheit des Blutes; äußere Kräfte, welche den Kreislauf stören wie die Schwere; Muskelkräfte, wie sie bei der Atmung und Bewegung ins Spiel kommen; der Wechsel von Ruhe und Tätigkeit in den einzelnen Organen; ungleiche Leistung des Herzens und veränderliche Wegsamkeit der Gefäße.

Von diesen Einflüssen sind die beiden letzten am eingehendsten untersucht.

Änderungen der Herztätigkeit kommen auf verschiedene Weise zustande. Rein passiv kann sie z. B. vermindert werden, wenn der Zustrom venösen Blutes zum Herzen abnimmt. Pressungen der Lungenluft, wie sie durch kräftige Exspirationsbewegung bei verschlossener oder stark verengter Stimmritze erfolgen, ungünstige Körperlage und andere relativ geringfügige Hindernisse erschweren dem venösen Blute den Eintritt in den Brustraum und führen sekundär zu verringerter Füllung von Herz und Arteriensystem. Auf der anderen Seite wird durch vermehrten Zustrom des Venenblutes die Arbeit des Herzens und damit die Füllung der Arterien vergrößert, weil das Herz wie jeder Muskel durch vermehrte Spannung zu erhöhter Arbeitsleistung angespornt wird: sog. Reservekraft des Herzens (vgl. unten Teil 10).

Unmittelbar verändert wird die Herztätigkeit durch die Temperatur, wie bereits oben (S. 52) besprochen wurde. Die erhöhte Frequenz des Pulses im Fieber hängt damit zusammen. Ferner hat der Blutdruck einen, allerdings noch strittigen Einfluß auf die Schlagzahl. Am Säugetier bewirkt Steigerung des Blutdruckes bei durchtrennten Herznerven häufig Zunahme der Schlagzahl (Johansson, A. f. P., 1891, 142; Tigerstedt, Physiol. des Kreislaufs, Leipzig 1893, S. 298).

Die Herznerven.

Außer durch die genannten, den Herzmuskel direkt berührenden Einwirkungen kann aber noch von den verschiedensten Orten des Körpers die Herztätigkeit beeinflußt werden, wobei Nervenbahnen die vermittelnde Rolle spielen.

Von allen Nervenwirkungen auf das Herz ist die des N. vagus am leichtesten zu zeigen und daher auch am frühesten gefunden worden. Im Jahre 1845 teilten die Brüder Weber mit, daß Reizung des Kopfmarkes oder der aus demselben entspringenden Vagi von einem Stillstand des Herzens gefolgt ist (Tigerstedt a. a. O. 229). Es ist außer Zweifel, daß es sich hier um die Wirkung von Nerven handelt, die im motorischen Kern des Vagus entspringen und durch den Halsstamm des Nerven nach dem Herzen ziehen; sie leiten die Erregung in zentrifugaler Richtung. Durchschneidet oder unterbindet man nämlich den Halsvagus irgendwo zwischen Kopfmark und Herz, so läßt sich von dem peripheren Stumpfe die beschriebene Wirkung in unveränderter Weise erzielen; zu ihrem Zustandekommen ist die Mitwirkung zentraler Teile des Nervensystems nicht notwendig.

Der Reizerfolg ist verschieden, je nach der Stärke des Reizes. Schwache Reize bringen nur eine geringe Verminderung der Schlagzahl hervor; stärkere Reize führen zu einem langdauernden Stillstand des Herzens im schlaffen Zustand, wobei es sich durch das aus den Venen einströmende Blut allmählich anfüllt. Alle wirksamen Vagusreizungen sind ferner aus leicht ersichtlichen Gründen von einer Senkung des arteriellen Blutdrucks begleitet, am stärksten bei Herzstillstand. Ein dauernder, d. h. zum Tode des Tieres führender Herzstillstand läßt sich durch Vagusreizung nicht erzielen; auch bei starker Reizung läßt schließlich die Wirkung des Nerven auf das Herz nach und es stellen sich wieder einzelne Pulse ein.

Die Wirkung des N. vagus auf das Herz wird nicht sofort bei Beginn der Reizung sichtbar; es vergehen immer eine bis zwei normale Kontraktionen bevor der charakteristische Erfolg einsetzt. Nach Aufhören des Reizes bleibt die Verminderung der Schlagfrequenz noch durch mehrere Sekunden bemerklich. Es handelt sich also um eine ziemlich träg verlaufende Reaktion.

Die genauere Untersuchung der Vaguswirkung namentlich mittelst des von Gaskell ausgebildeten myographischen Verfahrens ergibt, daß die Frequenzminderung zwar der auffälligste aber nicht einzige Erfolg ist. Durch den Vagus wird auch die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit des Herzmuskels sowie die Kraft seiner Kontraktionen herabgesetzt. Bezeichnet man die Wirkungen nach dem Vorschlage Engelmanns (1896, A. g. P. 62, 555; A. f. P. 1900, 320), der sie in besonders eingehender Weise untersucht hat, als chronotrope, bathmotrope, dromo-

trope und inotrope, so sind dem Vagus in jeder Richtung abmindernde oder negative Änderungen zuzuschreiben. Man bezeichnet daher den Vagus kurzweg als den Hemmungsnerv oder Inhibitor des Herzens. Ob diese Wirkungen unabhängig voneinander auftreten können, oder nur verschiedene Ausdrucksweisen sind für eine stets gleiche Umstimmung des Herzmuskels, kann gegenwärtig noch nicht entschieden werden. Daß Schwächung der Herzschläge ohne Änderung der Schlagzahl vorkommt, ist sicher beobachtet (Coats, 1869, Leipziger Ber. 21, 360; Heidenhain, 1882, A. g. P. 27, 383) und F. B. Hofmann hat den Nachweis erbracht, daß der Kammer des Froschherzens durch die Scheidewandnerven nur inotrope, keine chronotropen Fasern zugeführt werden (1895, A. g. P. 60, 167).

Wie bereits oben erwähnt, gehen die hemmenden Fasern des Vagus aus dem motorischen Vaguskern hervor. Ihre Betätigung wird daher unter normalen Umständen durch die Erregung dieses Kernes bedingt. Dieselbe kann entweder direkt entstehen infolge chemischer Veränderungen an Ort und Stelle (man kann sie als autochthone Erregung bezeichnen), oder sie wird indirekt ausgelöst durch Erregungen, die aus anderen Nervenbahnen zuströmen. Gehören diese Bahnen zu zentripetalen oder sensiblen Nerven, so spricht man von einem Reflex. Autochthone Erregung des Vaguskernes tritt auf bei Blutleere des Gehirns, sowie in allen Fällen, in denen das arterielle Blut sich in seiner Zusammensetzung dem venösen nähert. Reflektorische Erregung des Vagus ist außerordentlich häufig, sie kann durch beliebige zentripetale Nerven vermittelt werden, doch treten einige derselben in besonders innige Beziehungen zum Vaguskern. Zu diesen Nerven gehört der Trigeminus. In sehr lehrreicher Weise zeigt dies ein von Hering und Kratschmer (1870, Wiener Ber. 62, 147) beschriebener Versuch, der darin besteht, daß man einem Kaninchen etwas Chloroformdampf oder Tabakrauch in die Nase bläst. Beobachtet man dabei die Herztätigkeit, etwa mittelst einer Nadel, die durch die Brustwand eingestochen ist, so sieht man sofort nach der Einblasung Herzstillstand eintreten, der einige Zeit anhält. Man vgl. auch Tappeiner, 1896, A. e. P. 37, 325.

Eine andere zentripetale Bahn, die auf den motorischen Vaguskern stark einwirkt, gehört dem N. vagus selbst an und kommt aus dem Herzen. Sie kommt in Erregung, wenn die Muskelfasern des Herzens in ungewöhnlich hohe Spannung geraten, wie dies bei reichlichem Zustrom venösen Blutes oder bei gesteigerten Widerständen in der arteriellen Strombahn geschieht.

Bei der Vielheit der Bedingungen, durch die der motorische Vaguskern in Erregung gerät, ist es nicht verwunderlich, daß eine hemmende oder doch mäßigende Wirkung auf den Herzschlag nahezu beständig ausgeübt wird. Durchschneidung der beiden Nn. vagi ist daher in der

Regel von einer anhaltenden Steigerung der Schlagfrequenz gefolgt. Man bezeichnet die andauernde Einwirkung des Vagus als „Vagustonus".

Die Wirkung des Vagus auf das Herz wird durch Atropin aufgehoben. Reizt man den Vagus am schwach atropinisierten Tier, so erhält man statt Verlangsamung Beschleunigung des Herzschlags. Man muß daher annehmen, daß vor der Vergiftung die beschleunigende Wirkung gegenüber der hemmenden, nicht zum Ausdruck kommen konnte. Der Versuch beweist, daß im Stamm des N. vagus neben den hemmenden auch beschleunigende oder fördernde Nerven für das Herz enthalten sind. Die Hauptmasse dieser Nervenfasern stammt aus den oberen Brustnerven und tritt durch die weißen Rami communicantes in den sympathischen Grenzstrang ein. Ihre Fortsetzung bilden feine Zweige, die aus dem untersten Hals- und obersten Brustganglion in das Herzgeflecht gelangen. Reizung dieser Nerven führt zur Vermehrung der Schlagzahl und außerdem zu einer Verstärkung und Verkürzung der Kontraktionen des Herzmuskels, also zu positiv chronotropen, inotropen usw. Wirkungen (man vgl. hierzu Gaskell in Schäfers Textb. of Physiology 1900, 2, 216 und Hofmann in Nagels Handbuch 1905, 1, 260). Auf der fördernden Wirkung dieser Nerven beruht auch die Möglichkeit ein scheintotes Herz durch Nervenreizung wieder zum Schlagen zu bringen (H. E. Hering 1905, Zb. f. P. 19, Nr. 5; und 1906, A. g. P. 115, 354). Gegen die Wechselströme des Induktoriums, welche das gewöhnlich gebrauchte Reizmittel darstellen, sind die Förderungsnerven weniger empfindlich als die Hemmungsnerven. Der Reizerfolg hat eine erhebliche Latenz und zeigt eine den Reiz lang überdauernde Nachwirkung.

Die Förderungsnerven des Herzens bestehen, wie alle Nerven des autonomen Systems, aus einem präganglionären und einem postganglionären Teil, die innerhalb eines sympathischen Ganglions in leitender Verbindung stehen. Die präganglionären Abschnitte der Förderungsnerven entspringen aus dem Brustteil des Rückenmarks, wie oben bereits angegeben wurde. Erregungen der Ursprungszellen können sowohl im Rückenmark entstehen, wie vom Gehirn aus eingeleitet werden; letzteres ist eine bekannte Begleiterscheinung vieler Affekte. Nach J. E. Johansson (1895, Sk. A. 5, 20) und H. E. Hering (1895, A. g. P. 60, 429) ist die Pulsbeschleunigung, die als Begleiterscheinung willkürlicher Muskelanstrengung auftritt, hauptsächlich durch die Förderungsnerven vermittelt.

Veränderliche Wegsamkeit der Blutgefäße.

Mit Ausnahme der großen Arterien sind alle Blutgefäße kontraktil infolge der Anwesenheit glatter Muskelzellen in ihrer Wandung, insbesondere in der mittleren Wandschicht (Tunica media). In den Kapillaren

scheinen eigentümliche verästelte Zellen die Rolle der kontraktilen Elemente zu spielen (Rouget, 1879 Acad. des sc. 88, 916; S. Mayer 1902, A. A. 21, 442). Die Kontraktilität der größeren Gefäße läßt sich bei jeder Operation beobachten, indem sie sich unter der Wirkung der Abkühlung und der mechanischen Insulte zusammenziehen, unter Umständen bis zum Verschluß des Lumens. Die Kontraktilität der Kapillaren ist durch Beobachtungen an durchsichtigen Geweben sichergestellt (Stricker 1876, Wiener Ber. 74, III, 313; Roy 1879, J. of P. 2, 328; Steinach und Kahn 1903, A. g. P. 97, 105). Die glatten Muskeln der Blutgefäße sind sehr widerständig und können nach dem Tode des Tieres lange Zeit erregbar bleiben (Mac William 1902, Proc. R. S. 70, 109). An Streifen, die aus Rinderarterien geschnitten sind, kann die Einwirkung verschiedener Temperaturen, des elektrischen Reizes, zahlreicher Gifte mit Vorteil untersucht werden (O. Meyer 1906, Z. f. B. 48, 352). Eine Eigentümlichkeit der Gefäßmuskeln besteht darin, daß ihre Länge nicht in eindeutiger Weise durch die Spannung bestimmt wird, sondern auch in hohem Maße von der Temperatur und der chemischen Beschaffenheit des strömenden Blutes abhängt. Insbesondere hat die Kohlensäure einen erweiternden Einfluß auf dieselben (Bayliss 1901, J. of P. 26, XXXII). Wird durch Arterienbindung ein Gefäßgebiet verschlossen so erweitern sich in ihm die Gefäße und erleichtern dadurch den Zustrom des Blutes aus der Nachbarschaft und die Entwickelung eines Kollateralkreislaufes (Man vgl. hierzu Bier 1897, 1898, A. p. A. 147, 256; 153, 306, 434). Eine weitere Eigentümlichkeit der Gefäßmuskeln ist die außerordentliche Langsamkeit, verglichen mit Skelett- und Herzmuskel, mit der sich alle Längenänderungen vollziehen (s. O. Meyer a. a. O.).

Läßt die Kontraktion der Gefäßmuskeln nach, so wird das Gefäß dem Blutdrucke nachgeben und sich erweitern. Unterstützt wird der Vorgang durch elastische Fasern, die in der Arterienwand in radiärer Richtung von der Adventitia zur Intima ziehen und bei der Kontraktion des Gefäßes infolge der Verdickung der Wand in Spannung versetzt werden. Diese Fasern, auf welche unlängst Dürck aufmerksam gemacht hat (1907, A. p. A. 189, 62), könnten ebenso wie die Stränge von Bindegewebe, durch welche die Gefäße mit den benachbarten Geweben verbunden sind, unter Umständen sogar eine saugende Wirkung auf den Gefäßinhalt entfalten.

Neben den vorstehend aufgeführten unmittelbaren chemischen, thermischen und mechanischen Einwirkungen besteht noch die Möglichkeit der Fernwirkung auf die Gefäße durch Vermittlung besonderer, als Gefäßnerven bezeichneter zentrifugaler Nervenbahnen. Die Gefäße besitzen ferner zentripetal leitende Nerven. Durch die Gesamtheit dieser Nervenbahnen wird das Gefäßsystem erst zu einer funktionellen Einheit zusammengefaßt.

Die Gefäßnerven.

1. Die gefäßverengenden Nerven oder Konstriktoren.

Im Jahre 1851 beschrieb Claude Bernard (1851, C. R. Soc. d. Biol., 163) die Erscheinungen, die einer Durchschneidung des sympathischen Grenzstranges am Halse folgen: Die Erweiterung der Gefäße des Ohres, des Auges und der benachbarten Hautflächen. Die Veränderungen halten durch Wochen hindurch an, überdauern also die Degeneration der durchschnittenen Nerven. Die Erscheinungen erklären sich durch den Ausfall von beständig vorhandenen (tonischen) Erregungen. Dementsprechend können sie durch Reizung des kopfwärts gerichteten Stumpfes des durchschnittenen Nerven zum Verschwinden gebracht werden; die Haut wird für die Dauer der Reizung blaß und kühl. Bei starker Reizung werden die Blutgefäße so sehr verengt, daß in dem Ausbreitungsgebiet des Nerven der Kreislauf fast völlig stockt. Die der Durchschneidung folgende Lähmung der Gefäße ist keine vollständige, es bleiben die auf örtlichen Ursachen beruhenden Schwankungen der Gefäßweite bestehen, die als Tonus der kontraktilen Elemente beschrieben werden.

Seit jener Beobachtung von Cl. Bernard sind für eine große Zahl von Körperteilen, aber nicht für alle, Konstriktoren nachgewiesen worden. Am mächtigsten ist dieses Nervensystem entwickelt in der äußeren Haut und den Schleimhäuten, sowie in den Baucheingeweiden, für welch letztere die Konstriktoren in den Nn. splanchnici verlaufen. Unbekannt oder fehlend sind Konstriktoren für die quergestreifte Muskulatur. Über die lange Zeit strittigen Konstriktoren der Lunge vgl. man Krogh (1906, Zb. f. P. 20, 802), über die des Gehirns, E. Weber A. f. P. 1908, 457).

Die Konstriktoren entspringen aus dem Seitenhorn der grauen Substanz des Brustmarkes (Sherrington 1892, J. of P. 13, 700) und dem oberen Teil des Lendenmarks (Bayliss 1908, Proc. R. S. 80, 342). Die Nervenfasern verlassen das Rückenmark durch die ventralen Wurzeln, trennen sich aber bald wieder von den spinalen Nerven, um durch die Rami communicantes in den sympathischen Grenzstrang überzutreten, in dessen Ganglien sie endigen (präganglionäre Fasern). Aus den Zellen dieser Ganglien entspringen dann Fasern zweiter Ordnung (postganglionäre Fasern) die auf verschiedenen Wegen zu den Blutgefäßen ziehen. (Langley, 1900, Textb. of P. 2, 642.)

Die Ursprungszellen der Konstriktoren können wohl unter besonderen Umständen in mehr oder weniger lokalisierter Weise in Tätigkeit geraten; in der Regel ist aber die Erregung über größere Gefäßge-

biete ausgebreitet. Der Erregungsgrad in verschiedenen Gefäßgebieten ist indessen für gewöhnlich so abgestimmt, daß der Blutdruck annähernd konstant bleibt, oder doch nach jeder Störung wieder auf den normalen Wert zurückkehrt.

Verteilung und Ausbreitung der Erregung über das ganze Gebiet der Konstriktoren wird vermittelt durch ein Organ im oberen Teile des verlängerten Markes, das seiner Funktion wegen als Gefäßzentrum bezeichnet wird. Die Versuche zur genaueren Umgrenzung seiner Lage haben ergeben, daß es eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung zu beiden Seiten der Mittellinie in der Gegend des Fazialiskerns besitzt. Es ist, wie die Schnittführungen von Dittmar (1873, Leipz. Ber., 25, 460) ergeben haben, in den seitlichen und ventralen Teilen der Formatio reticularis zu suchen und entspricht wahrscheinlich dem Nucleus anterolateralis von Clarke bezw. dem unteren Lateralkern Flechsigs. Es ist bekannt, daß dieser Kern, wie überhaupt die Formatio reticularis durch lange, im Vorderseitenstrang liegende Bahnen mit dem Rückenmark in Verbindung steht, durch die allem Anschein nach die Erregungen auf die Ursprungszellen der Konstriktoren übergeleitet werden.

Eine besondere Eigentümlichkeit dieser Bahnen besteht nun darin, daß sie sich in beständiger sog. tonischer Erregung befinden. Dies wird gefolgert aus der Erfahrung, daß Durchschneidung der Bahnen in der Höhe des Halsmarkes zu einer Erschlaffung sämtlicher Gefäße führt. Hierbei sinkt der arterielle Blutdruck auf die Hälfte seines Wertes oder noch tiefer herab und der Blutstrom wird entsprechend träge. Durch tetanisierende Wechselströme, die durch den distalen Stumpf des durchschnittenen Markes geleitet werden, kann der verlorene Tonus vorübergehend wiederhergestellt und der Blutdruck auf seine normale Höhe, gegebenenfalls sogar über dieselbe gehoben werden. Die Reaktion tritt verhältnismäßig langsam ein und überdauert geraume Zeit den Reiz. Es hängt dies mit der trägen Reaktion der glatten Muskeln, möglicherweise aber damit auch zusammen, daß es sich hier vielleicht überhaupt nicht um eine direkte Übertragung der Erregung auf die Gefäßmuskeln handelt wie bei der Erregung eines Skelettmuskels, sondern um die Auslösung einer chemischen Veränderung in der Umgebung der Muskeln, durch die ihr natürlicher Tonus verstärkt wird.

Nach Abtrennung des Gefäßzentrums ist der Bewegungsapparat der Gefäße nicht völlig gelähmt. Die örtlich wirksamen Mittel zur Verstärkung des Muskeltonus, wie Kälte oder Nebennierenextrakt, haben auch jetzt noch Erfolg. Aber auch die Konstriktoren mit ihren Ursprungszellen sind nicht ganz außer Spiel gesetzt. Goltz fand, daß nach Durchschneidung des Rückenmarks an der Grenze zwischen Brust- und Lendenteil zwar zunächst alle Gefäße, die ihre Konstriktoren aus dem Lendenmark erhalten, erschlafften. Die Erscheinungen

gingen aber in etwa zwei Wochen zurück, um neuerdings aufzutreten, als das isolierte Lendenmark zerstört wurde. Hier hatten also die Gefäßnerven des Lendenmarkes nach einiger Zeit einen selbständigen Tonus ausgebildet (1874, A. g. P. 8, 485). Über ähnliche Beobachtungen bei hoher Markdurchschneidung berichtet Sherrington (1900, Proc. R. S. 66, 394). Es ist ferner bekannt, daß unmittelbar nach einer Durchschneidung des Halsmarkes der gesunkene Blutdruck noch weiter herabgeht, wenn die als Gefäßnerven des Darmes schon erwähnten Nn. splanchnici durchtrennt werden. (Hill 1900, in Textb. of P. 2, 137.)

Die Tätigkeit der Gefäßnerven ist somit abhängig von Erregungen, die in ihren Kernen (Ursprungszellen) oder im Gefäßzentrum auftreten. Dieselben können veranlaßt sein durch nervöse Impulse, die auf dem Wege zentripetaler Nerven eindringen (Gefäßreflexe), oder durch thermische oder chemische Änderungen in dem Zentralnervensystem (autochthone Erregung). Direkt oder autochthon wirken erregend Änderungen der Bluttemperatur, Blutleere sowie alle Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Blutes, durch die es sich der venösen Beschaffenheit nähert. Endlich haben gewisse Teile der Großhirnrinde Einfluß auf die Innervation der Gefäße und damit auf den Blutdruck (E. Weber, A. f. P. 1906, 495 und Suppl. 309). Damit hängt eng zusammen die Wirkung der Affekte auf die Blutverteilung (E. Weber, Ebenda, 1907, 293).

Reflektorisch kann das Gefäßzentrum, sowie die ihm unterstehenden Rückenmarkszellen von den verschiedensten zentripetalen Nerven in Tätigkeit versetzt, bezw. die bereits vorhandene Erregung verstärkt oder herabgesetzt werden. Elektrische Reizung des zentralen Stumpfes eines durchschnittenen zentripetalen Nerven führt in der Regel zu einer Erhöhung des Blutdrucks, mit anderen Worten zu einer verstärkten Tätigkeit der Gefäßnerven.

Dieser Erfolg ist indessen nicht der einzig mögliche. Bei Kaninchen, die mit Chloral oder Chloroform narkotisiert sind, folgt auf Reizung eines zentripetalen Nerven meist Sinken des Blutdrucks, das wenigstens zu einem Teil aus einer Hemmungswirkung auf das Zentrum der Konstriktoren erklärt werden muß (Bayliss, 1908, Proc. R. S. 80, 365). Ebenso führt Reizung des zentralen Vagusstumpfes, unabhängig von der Wahl des Narkotikums in der Regel zum Sinken des Drucks. Stets tritt dieser Erfolg ein, wenn der N. depressor gereizt wird, ein Zweig des N. vagus, dessen Ursprungszellen im Ganglion jugulare liegen und dessen periphere Verzweigungen sich hauptsächlich in die Wand der Aorta einsenken. (Koester und Tschermak, 1902, A. f. A. Suppl.) Bei dem Kaninchen und mehreren anderen Säugetieren läuft dieses Bündel zentripetaler Fasern auf kürzerer oder längerer Strecke getrennt vom Halsstamm des Vagus (Hill a. a. O. S. 59). Wird es durchschnitten

und sein zentraler Stumpf gereizt, so erfolgt ein starkes Sinken des Blutdruckes, das so lange anhält als die Erregung des Nerven dauert. Dasselbe ist hauptsächlich durch die Erweiterung der Gefäße in den Baucheingeweiden bedingt. Werden letztere ausgeschaltet, so ist die Wirkung einer Depressorreizung gering (Bayliss, 1893 u. 1902, J. of P. 14, 303; 28, 289).

Durch Versuche von Koester und Tschermak (1903, A. g. P. 93, 24) ist nachgewiesen, daß Drucksteigerung in der Aorta zur Erregung des N. depressor führt. Man betrachtet den durch den N. depressor vermittelten Gefäßreflex mit Recht als eine regulatorische Einrichtung, durch die einer übermäßigen Beanspruchung des Herzens und der Arterien vorgebeugt wird. Wie es scheint, gehen auch von den peripheren Arterien zentripetale Nerven aus, die depressorische Reflexe herbeiführen können. (Man vgl. hierzu Hofmann, Nagels Handb. 1, 320.)

2. Gefäßerweiternde Nerven oder Dilatoren.

Bald nach Entdeckung der zentrifugalen Nerven, durch die der Tonus der Gefäßmuskeln gesteigert wird, fand man andere, ebenfalls zentrifugale, die den Tonus der Gefäße herabsetzen. Die erste derartige Nachricht stammt von Schiff (vgl. Tigerstedt, Kreislauf, Leipzig 1893, 472). Er beobachtete an einem Kaninchen mit durchschnittenem Halssympathikus, daß beim Erröten das Ohr, dessen Nerven unversehrt waren, stärker hyperämisch wurde als es das Ohr mit dem durchschnittenen Nerven bereits war und schloß daraus, daß auf der operierten Seite nur die der Lähmung der Konstriktoren entsprechende Blutfülle vorhanden sei, auf der gesunden Seite aber eine aktive Erweiterung der Gefäße.

Diese Vermutung wurde dann im Jahre 1858 durch Claude Bernard bestätigt (J. de la P. 1, 237), indem er in der Chorda tympani einen Nerven fand, dessen Reizung die Gefäße der Unterkieferspeicheldrüse derart erweiterte, daß das Blut hellrot und pulsierend in der Vene erschien. Einen anderen gefäßerweiternden Nerven fand Eckhard (1863, Beiträge z. A. u. P. 3, 123) in dem aus dem Sakralgeflecht entspringenden N. pelvicus s. erigens, der die Arterien der Schwellkörper zur Erweiterung bringt. Das Vorkommen von gefäßerweiternden Nerven oder Vasodilatoren in anderen Gefäßgebieten konnte damals noch nicht festgestellt werden, da die Mittel fehlten sie dort nachzuweisen, wo sie mit den Konstriktoren zusammen verlaufen. Die Trennung gelang zuerst Goltz (1874, A. g. P. 9, 184) durch den Kunstgriff, die Reizung des gemischten Nerven der Durchschneidung nicht unmittelbar, sondern erst nach einigen Tagen folgen zu lassen. Es setzt nämlich die der Durchschneidung folgende Degenera-

tion bei den Dilatoren langsamer ein als bei den Konstriktoren. Später zeigten Heidenhain und Ostrumoff (1876, A. g. P. 12, 228), daß die Dilatoren gegen Wechselströme geringer Frequenz empfindlicher sind als die Konstriktoren (vgl. auch Bowditch und Warren, 1886, J. of P. 7, 422). Endlich hat Bayliss auf die große Empfindlichkeit der Dilatoren gegen mechanische Reizung aufmerksam gemacht. (1901, J. of P. 26, 173). Durch diese Mittel konnte der Nachweis erbracht werden, daß die Dilatoren ebenso weit verbreitet sind wie die Konstriktoren, so daß die Annahme zutreffen dürfte, daß alle von Konstriktoren beherrschten Gefäßgebiete auch Dilatoren besitzen.

Die Dilatoren sind durch verschiedene bemerkenswerte Eigentümlichkeiten ausgezeichnet. Obwohl zentrifugal wirkend, verlaufen sie, wie Strieker (1876, Wiener Sitzungsber. 74, III) zuerst beobachtete, durch die hinteren Rückenmarkswurzeln in die Peripherie hinaus. Bayliss hat dann gezeigt (1901, J. of P. 26, 173 und 1902, 28, 276), daß diese Regel für die Dilatoren der Extremitäten und den größten Teil der Eingeweide gilt und daß die Spinalganglien als die Ursprungskerne zu betrachten sind. Auf diese merkwürdige Durchbrechung des Bellschen Gesetzes wird später noch einzugehen sein. Die fraglichen Nerven treten ferner nicht in den sympathischen Grenzstrang ein, sondern begeben sich mit den spinalen Nerven direkt zu ihrem peripheren Endigungsgebiet. Eine Ausnahme machen die Dilatoren für die Mundschleimhaut und einen Teil der Gesichtshaut, die durch die vorderen Wurzel des Rückenmarkes und die Rami communicantes in den Sympathikus übertreten. (Dastre und Morat, 1884, Système nerveux vaso-moteur, Paris, 125.) Aus ihren vorderen Wurzeln erhalten ferner eine Anzahl Gehirnnerven sowie der N. pelvicus (erigens) ihre, nicht durch den Sympathikus gehenden, Dilatoren.

Die Erregung der Dilatoren ist, wie aus dem Versuche Schiffs hervorgeht, nicht gleichzusetzen einer Aufhebung oder Schwächung des Tonus der konstriktorischen Nerven. Dilatorenreizung geht über die Wirkung der Konstriktorendurchschneidung hinaus. Es handelt sich also um eine unmittelbare Wirkung auf die Gefäße. Am wahrscheinlichsten dürfte die Annahme sein, daß im Endgebiet der Dilatoren Stoffe entstehen, durch die der Tonus der Ringmuskeln herabgesetzt wird. In diesem Sinne spricht auch der sehr träge Eintritt des Erfolges und die auffallend lange Nachdauer eines Reizes. Als Beispiel einer solchen chemischen Wirkung kann die Gefäßerweiterung im tätigen Muskel dienen. Sie wird unterdrückt durch Dosen von Kurare, durch welche die Dilatoren nicht gelähmt werden und welche eben etwas größer sind als die zur Lähmung der motorischen Nervenenden erforderlichen (Gaskell 1878, J. of P. 1, 108 u. 262). Reizung der hinteren Wurzeln des Rückenmarks, durch welche die Dilatoren für die unteren

Extremitäten austreten, hat keinen oder wenig Erfolg auf die Gefäße der Muskeln (Bayliss 1906, E. d. P. 5, 331). Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die ansehnliche Gefäßerweiterung, welche jede Muskeltätigkeit begleitet und sie geraume Zeit überdauert, nur bedingt ist durch die Produkte des Stoffwechsels. Die Annahme wird gestützt durch die Tatsache, daß Kohlensäure die Gefäße erschlafft (Bayliss 1901, J. of P. 26, XXXII). Es würden also die motorischen Nerven des quergestreiften Muskels zugleich die Rolle von (erweiternden) Gefäßnerven spielen.

Es ist sehr wahrscheinlich, aber noch nicht erwiesen, daß auch für die Dilatoren ein zusammenfassendes nervöses Organ im Kopfmark vorhanden ist, ungefähr an der Stelle, an welcher das Zentrum für die Konstriktoren gelegen ist. Die Beziehungen zwischen den beiden Arten von Gefäßnerven sind sehr innige und die oben beschriebenen Gefäßreflexe ergreifen nicht nur die Konstriktoren, wie der Einfachheit halber bisher vorausgesetzt worden ist, sondern zu gleicher Zeit auch die Dilatoren. Die Innervation hat dabei den Typus der Reziprozität, wie ihn Sherrington für die reflektorische Innervation der Skelettmuskeln nachgewiesen hat. Es heißt dies, daß ein Eingriff, der reflektorisch zu einer Blutdrucksteigerung führt (sog. pressorischer Reflex), neben einer Erregung der Konstriktoren zugleich ein Hemmung der Dilatoren in dem fraglichen Körperteil hervorruft (Bayliss, 1908, Proc. R. S. 80, 339). Das Umgekehrte gilt für die depressorischen Reflexe.

Überblickt man die Leistung der Gefäßnerven im ganzen, so ist hervorzuheben, daß nur durch ihre Tätigkeit das normale Druckgefälle innerhalb des Kreislaufes und die richtige Verteilung des Blutes trotz aller störenden Einflüsse durch das ganze Leben im wesentlichen erhalten bleibt.

Störende Änderungen in der Weite großer Gefäßgebiete finden statt durch äußere Kräfte namentlich durch die Schwere, durch die Außentemperatur und durch chemische Substanzen, die sich infolge der Tätigkeit der Zellen im Blute oder in den Geweben anhäufen.

Die Schwere hat zur Folge, daß das Blut sich in den abhängigen Körperteilen anhäuft; diese werden blutreich, die anderen blutarm. Besonders auffällig werden die Erscheinungen, wenn das Blut durch die Schwere in jenes Gefäßgebiet gedrängt wird, das von allen die größte Kapazität besitzt, in das Gefäßgebiet des Darms. Aufrechte Körperstellung würde daher in kurzer Zeit zu einer Anämie der oberen Körperhälfte führen, wenn nicht das Gefäßzentrum durch verstärkte Innervation der abhängigen Körperabschnitte eine Ausgleichung herbeiführen würde. Daß dies in der Tat eine Leistung des Gefäßzentrums

ist, wird bewiesen durch den Verlust dieser Kompensation und entsprechendes Sinken des Blutdrucks, sobald die Tätigkeit des Zentrums ausgeschaltet wird. In diesem Sinne wirkt eine Durchtrennung des Halsmarkes oder der Splanchnici, tiefe Narkose besonders mit Chloroform, schlechter Ernährungszustand u. dgl. m. (vgl. L. Hill, 1895, J. of P. 18, 15 u. 1897, 21, 323). Jede Änderung der Körperstellung ist demnach verbunden mit einer Änderung in der Innervation der Gefäßnerven mit dem Erfolge, die gleichmäßige Verteilung des Blutes und die Erhaltung des normalen Blutdrucks zu gewährleisten.

Ähnliche Aufgaben liegen vor, wenn infolge körperlicher Arbeit die Muskeln blutreich werden. Hier muß anderwärts Verengerung eintreten, da die Erfahrung gelehrt hat, daß der Blutdruck statt zu sinken, konstant bleibt oder sogar steigt und durch die tätigen Muskeln eine sehr lebhafte Blutströmung stattfindet. Es handelt sich hauptsächlich um eine kompensierende Konstriktion der Darmgefäße (E. Weber, A. f. P. 1908, 189).

Eine ähnliche und nicht minder wichtige Rolle spielt das Gefäßzentrum bei der Wärmeregulation der Tiere mit konstanter Körpertemperatur, wovon noch später die Rede sein wird.

Die Lymphe.

Nach den Bestimmungen von Bischoff, Volkmann u. a. (vgl. Vierordt, Tabellen, Jena 1893, 249) besteht der menschliche Körper zu etwa $^2/_3$ aus Wasser. Auf ein Individuum von 66 kg Gewicht kommen demnach 44 kg Wasser. Ein relativ geringer Teil dieses Wassers befindet sich im Blute, das bei einem Gesamtgewicht von etwa 5 kg rund 4 kg Wasser enthält. Über den Verbleib des Restes (annähernd $^{10}/_{11}$ der ganzen Wassermenge, dem Gewichte nach rund 40 kg) läßt sich folgendes aussagen: Die vermutlich größere Hälfte desselben befindet sich innerhalb der Zellen und den von letzteren gebildeten Stützsubstanzen teils als Lösungs-, teils als Quellungswasser (vgl. Overton, 1902, A. g. P. 92, 139). Die kleinere Hälfte findet sich zwischen den Zellen als Gewebssaft oder Lymphe. Quantitative Angaben über die Verteilung des Wassers auf die verschiedenen Lösungen und Phasen lassen sich gegenwärtig nicht machen.

Es ist in einer früheren Vorlesung besprochen worden, daß jede Verschiedenheit des osmotischen Druckes in den Blutkörperchen und außerhalb derselben zu einer Wanderung von Wasser in der einen oder anderen Richtung führt; es ist ferner darauf hingewiesen worden, daß für eine große Zahl wasserlöslicher, namentlich organischer Stoffe ein Ausgleich der Konzentration auf dem Wege der Diffusion in die Zelle

oder aus derselben heraus möglich ist. Alle die dort aufgestellten Regeln gelten ebenso für den Verkehr zwischen den Gewebszellen und der Lymphe, wie von Overton durch zahlreiche Versuche an verschiedenen Zellenarten sichergestellt ist.

Auch zwischen Blut und Lymphe findet ein Austausch von Wasser und gelösten Substanzen statt, denn es verschwinden nicht nur große, in das Blut eingeführte Flüssigkeitsmengen in kurzer Zeit aus dem Kreislauf, bevor eine nennenswerte Ausscheidung durch die Nieren stattgefunden hat, sondern es ergänzt sich auch das Blut nach jedem Aderlaß aus den in den Geweben vorrätigen Flüssigkeitsmengen, wie schon S. 37 erwähnt worden ist.

Um den Tauschverkehr zwischen Blut und Lymphe genauer festzustellen, ist es nötig, die Lymphe zu sammeln, ihre Zusammensetzung unter gewöhnlichen Verhältnissen zu untersuchen und zu beobachten, welche Veränderungen eintreten, wenn Eingriffe in den Kreislauf geschehen.

Zur Gewinnung größerer Lymphmengen legt man eine Kanüle in den Milchbrustgang, indem man ihn an der linken Halsseite in dem von der Vena subclavia und jugularis gebildeten Winkel aufsucht. Die Operation muß wegen der Kleinheit und Zartheit des Ganges sehr sorgfältig ausgeführt werden. Man erhält aus der Fistel eine farblose oder schwach gelblich bis rötlich gefärbte Flüssigkeit, deren Beschaffenheit und Menge je nach der Ernährungsweise des Tieres sich ändert. Am nüchternen Tier fließt sie klar und spärlich, am verdauenden Tier mehr oder weniger milchig getrübt und reichlicher. Bei sehr fetter Kost fließt sie am reichlichsten, schneeweiß und undurchsichtig. Die Lymphe gerinnt, wie Blut, spontan aber langsamer als dieses zu einer lockeren gelatinösen Masse; die geringe dabei gebildete Fibrinmenge kann durch Abpressen des Gerinnsels oder durch Schlagen der Lymphe isoliert werden und zeigt die Eigenschaften des Blutfibrins. Die zurückbleibende Flüssigkeit wird als Lymphserum bezeichnet. Die Trübung der Verdauungslymphe rührt nur von Fett her. Dies wird bewiesen durch Ausschütteln des Lymphserums mit Äther, wobei das Fett von dem Äther aufgenommen wird und das Lymphserum als klare Flüssigkeit zurückbleibt.

Das Lymphserum stellt eine gegen Lackmus schwach alkalische Lösung derselben Stoffe dar, die bereits oben als Bestandteile des Blutserums aufgezählt worden sind. Die Konzentration der Salze, des Zuckers und der anderen in geringer Menge vorhandenen, leicht diffundierenden, organischen Stoffe ist ungefähr die gleiche wie im Blutserum; dagegen ist die Konzentration der Eiweißkörper (vorwiegend Serumglobulin und Serumalbumin) geringer als im Blutserum. Nach

Carlson, Greer und Luckhardt (1908, Am. J. of P. 22, 91) ist indessen die Lymphe des Halses und der Brust stets reicher an Chloriden als das Serum. Dieses Verhalten findet vielleicht seine Erklärung in dem Umstande, daß die Lymphe zum Teil aus Drüsen stammt, die ein salzarmes Sekret absceheiden. An morphologischen Bestandteilen enthält die Lymphe stets eine kleine Anzahl sog. Lymphkörperchen, die mit der oben als Lymphozyten beschriebenen Form von weißen Blutkörperchen identisch ist. Bei rötlicher Färbung finden sich in der Lymphe spärliche Erythrozyten.

Die Lymphmenge beträgt bei Hunden im Mittel 2,5—3 ccm pro Kilo und Stunde (Heidenhain, 1891, A. g. P. 49, 216). Für den Menschen liegen Beobachtungen von Munk und Rosenstein (A. f. P. 1890, 376 u. 581, A. f. p. A. 123) an einer Patientin mit Lymphfistel vor, nach welchen die 24 stündige Menge etwa 2 l betragen dürfte.

Die aus dem Milchbrustgang gesammelte Flüssigkeit enthält die aus den unteren Extremitäten, aus den Baucheingeweiden und der linken Hälfte des Brustraumes zusammenströmende Lymphe. Um zu erfahren, ob die Zusammensetzung der Lymphe an all diesen Orten die gleiche ist, muß man sie aus den einzelnen Gebieten gesondert auffangen. Setzt man Kanülen in die Lymphgefäße der Extremitäten, so beobachtet man für gewöhnlich eine Absonderung nur so lange, als das Glied aktiv oder passiv in Bewegung ist; die Lymphmenge ist stets gering, die Lymphe am verdauenden wie am nüchternen Tier klar, d. h. fettfrei. Bei völliger Muskelruhe, z. B. in tiefer Narkose stammt somit die aus dem Milchbrustgang gesammelte Lymphe im wesentlichen nur aus den Baucheingeweiden, denn, wie Starling gezeigt hat (Lancet, May, 1896,) ist die von den Organen der Brusthöhle gebildete Lymphmenge sehr gering. Die Lymphe der Bauchhöhle ist aber selbst wieder zusammengesetzt aus der eiweißreichen, fettfreien Leberlymphe und der eiweißärmeren, mehr oder weniger fetthaltigen Darmlymphe; letztere wird als Chylus bezeichnet.

Durch eine große Zahl von operativen und experimentellen Eingriffen kann die Lymphabsonderung vergrößert oder vermindert werden:

1. Erhöhung des Kapillardruckes vermehrt die Lymphabsonderung. In diesem Sinne wirkt lokale Gefäßerweiterung, namentlich aber venöse Stauung. Der Zusammenhang zwischen venöser Stauung und Ödem deutet in derselben Richtung. Die Wirkung venöser Stauung ist in den einzelnen Lymphgebieten sehr verschieden. An den Extremitäten bleibt die Unterbindung einzelner Venen wirkunglos; erst nach Verschluß aller venöser Gefäße kommt es zu Ödem. Die Vermehrung des Lymphstroms ist dabei gering in den Extremitäten, größer im Darm, am größten in der Leber, deren Lymphabsonderung nach Verschluß der Vena cava inferior auf das 10- bis 20 fache steigt. Starke Steige-

rungen des Blutdrucks, wie sie durch Adrenalin hervorgerufen werden können, führen infolge reichlicher Lymphbildung zu einer vorübergehenden Eindickung des Blutes (O. Heß, 1903, D. Arch. f. kl. Med. 79, 128; Erb, 1906, ebenda 88, 36).

Eine sehr starke Vermehrung der Lymphabsonderung erhält man nach Einführungen von indifferenten und isotonischen Lösungen in das Blut; sie kann auf das 50- und selbst 100 fache emporgetrieben werden. Fremde in das Blut eingeführte Substanzen, Salze, Farbstoffe u. dgl. erscheinen in kurzer Zeit in der Lymphe. Das Blut gibt also seinen Überschuß an Flüssigkeit an die Gewebe ab, wobei die Erhöhung des Kapillardruckes und die Verminderung der osmotischen Druckdifferenz eine Rolle spielen. Anderseits wird nach einem Aderlaß das fehlende Blutvolum sehr bald durch die in die Blutgefäße zurücktretende Lymphe ersetzt und dadurch der normale Blutdruck wieder hergestellt.

2. Alle Eingriffe, welche die Durchlässigkeit der Gefäße steigern, vermehren die Lymphabsonderung. Hierher gehören zahlreiche Gewebsextrakte, die unter dem Namen Pepton käuflichen Produkte der Eiweißverdauung, Kurare, Schlangengift und viele andere Substanzen, die von Heidenhain als Lymphagoga erster Klasse bezeichnet worden sind (1891, A. g. P. 49, 239). Dieselben schädigen, in das Blut gebracht, die Gefäßwand, machen sie durchlässiger und führen zu vermehrter Lymphbildung. Als Beispiel im kleinen kann die Schwellung dienen, welche in der Umgebung eines Mückenstiches auftritt. Die gleiche Wirkung kann durch thermische Schädigung der Gewebe erzielt werden (E. H. Starling, Lancet, May, 1896). Bei manchen Menschen genügen leichte mechanische Insulte der Haut, um die Bildung von Quaddeln zu veranlassen.

3. Der mit der Tätigkeit gewisser Organe einhergehende erhöhte Stoffwechsel ist mit einer vermehrten Lymphbildung verknüpft (vgl. Asher und Barbera, 1898, Z. f. P. **36**, 154); dieselbe ist nachweislich unabhängig von der etwa gleichzeitig auftretenden Gefäßerweiterung. (Bainbridge, 1900, J. of P. **26**, 79 u. 1902, **28**, 203.)

Die erwähnten Erfahrungen machen folgende Vorstellung über die Entstehung der Lymphe wahrscheinlich: Unter dem in den Kapillaren herrschenden Drucke filtriert ein Teil des Blutes durch die Gefäßwände. Das Filtrat ist unter normalen Umständen frei von Erythrozyten und ärmer an Eiweiß als das Plasma, enthält aber die übrigen im Plasma gelösten Stoffe in annähernd gleicher Konzentration. Ähnliche Erscheinungen sind bei der Filtration von Eiweißlösungen durch künstliche Filter zu beobachten. Der Eiweißgehalt der Lymphe hängt demnach von der Durchlässigkeit der Gefäße ab. Nach den anatomischen Erfahrungen sind die Kapillaren der Leber durchlässiger als die irgend eines anderen Organs (Mall, Proc. Assoc. Amer. Anatom., 1900, 185)

und damit steht in bester Übereinstimmung, daß die Leberlymphe fast so eiweißreich ist wie das Blut. Werden die Kapillaren eines Gewebes durch Vergiftung oder Überhitzung durchgängiger, so wird die Lymphe reichlicher und mit größerem Eiweißgehalt gebildet. Dabei steigt der Flüssigkeitsdruck in dem Gewebe zuweilen bis zur Entstehung von Ödem. Unter solchen Umständen kann auch in den Extremitäten ein Lymphstrom ohne Muskelbewegung sich einstellen, das Druckgefälle in den Lymphbahnen somit groß genug werden, um die Reibungswiderstände zu überwinden.

In der Norm steigt dagegen der Druck der Lymphe in den Geweben, der sog. Gewebsdruck oder Turgor, nicht bis zur Höhe des Kapillardruckes, sondern nur auf ½ bis ¾ dieses Wertes (vgl. Landerer, 1884, die Gewebsspannung, Leipzig); es muß demnach eine dem Filtrationsdruck entgegenwirkende Kraft vorhanden sein, die das Ansteigen des Gewebsdruckes über die genannten Werte verhindert und diese Kraft ist, wie Starling (1896, J. of P. **19**, 321) wahrscheinlich gemacht hat, in einer osmotischen Druckdifferenz zu suchen. Dieselbe kann allerdings nicht auf Rechnung der Salze des Blutes bezw. der Lymphe gesetzt werden, weil diese in beiden Flüssigkeiten in annähernd gleicher Konzentration vorhanden sind oder doch durch Diffusion sehr bald ihre Ausgleichung finden. Dagegen besitzt das Blut entsprechend seinem größeren Eiweißgehalt einen höheren osmotischen Druck als die Lymphe, der für sich allein wirkend einen Rücktritt der Lymphe in das Blut zur Folge haben würde. Der osmotische Druck des gesamten Serumeiweißes beträgt nach Starling etwa 40 mm Quecksilber = $^1/_{20}$ Atm., ist also von derselben Größe wie der Kapillardruck. Daraus folgt, daß der Austritt einer Lymphe von dem halben Eiweißgehalt des Plasmas aufhören muß, sobald der Gewebsdruck die halbe Höhe des Kapillardruckes erreicht hat. In diesem Augenblick halten sich die hydrostatische Druckdifferenz, durch welche die Flüssigkeit aus dem Blut filtriert und die osmotische Druckdifferenz, durch die das Filtrat wieder resorbiert wird, das Gleichgewicht. Es versteht sich nun von selbst, daß Steigen des Kapillardruckes zur Filtration, Sinken desselben zum Rücktritt von Lymphe führen muß. Für jede Höhe des Kapillardruckes wird sich ein Gleichgewicht zwischen Lymphbildung und Resorption einstellen, das so lange erhalten bleibt, als die Kapillarwände ihre Durchlässigkeit nicht ändern.

Für den Verkehr zwischen Lymphe und Gewebszellen kommen dagegen nicht hydrostatische, sondern nur osmotische Druckdifferenzen in Frage, sofern es sich nicht etwa um Stoffe handelt, die in das Protoplasma eindringen können; in letzterem Falle wird durch Diffusion allmählich ein Ausgleich der Konzentrationen bewirkt, der allerdings dadurch wesentlich modifiziert werden kann, daß die einzelnen Bestand-

teile der Zelle ein verschiedenes Lösungsvermögen für die betreffenden Stoffe besitzen.

Aus den vorstehenden Erörterungen folgt, daß die Fähigkeit des Wassers und vieler in demselben gelösten Stoffe die tierischen Membranen zu durchsetzen und in die Zellen einzudringen, dahin wirkt, irgendwelche im Körper auftretenden Konzentrationsunterschiede auszugleichen. Der Ausgleich wird durch die Bewegung der Lymphe und die ungleich raschere des Blutes mächtig gefördert.

Die Bewegung der Lymphe geschieht hauptsächlich durch akzessorische Kräfte, d. h. durch solche, die nicht in den Wänden der Lymphgefäße entstehen. Ob die in ihnen vorhandenen glatten Muskelfasern durch rhythmische Kontraktionen an der Fortbewegung des Inhaltes Anteil nehmen, ist noch nicht sichergestellt. In den Extremitäten sind es, wie schon besprochen wurde, die Skelettmuskeln, die bei ihrer Kontraktion die Lymphe vorwärts treiben; ferner sind in den Faszien, Gelenkbändern, Sehnen und anderen bindegewebigen Strukturen die Faserbündel so geordnet, daß sie bei aktiver wie passiver Bewegung bald eine drückende bald saugende Wirkung auf die Lymphgefäße entfalten. Daß alle diese Kräfte die Lymphe stets nur in einer Richtung bewegen, ist den Klappen zuzuschreiben, die sich in den Lymphgefäßen sehr zahlreich vorfinden. Bei vielen Tieren wird die Bewegung der Lymphe durch automatisch schlagende Lymphherzen gefördert, deren Wände quergestreifte Muskelfasern enthalten. Rhythmische Bewegungsimpulse auf die Lymphe erfolgen ferner durch die Atem- und Pulsbewegungen. Letzteres namentlich dort, wo Lymphgefäße dicht an Arterien entlang ziehen, wie z. B. der Milchbrustgang an der Aorta u. dgl. m.

In den Weg der Lymphbahnen sind zahlreiche Lymphdrüsen eingeschaltet, kleine bohnenförmige Gebilde, die als Entwickelungsstätten von Lymphozyten betrachtet werden. Nach Unterbindung der zuführenden Lymphgefäße zeigen sie Erscheinungen der Degeneration (Koeppe, A. f. P., 1890, Suppl. 174). Eine sehr wichtige Funktion der Lymphdrüsen besteht darin, daß sie durch die Lymphe ihnen zugeführte unlösliche Stoffe und vielleicht auch lösliche zurückhalten. Erfahrungsgemäß findet die Ausbreitung einer Infektion vielfach an den Lymphdrüsen eine Schranke.

Fünfter Teil.

Die Atmung.

Die Lehre von der Atmung umfaßt den Teil des Stoffwechsels der Organismen, welcher sich auf die gasförmigen Stoffe bezieht. Sie behandelt insbesondere den Gasaustausch zwischen den Gewebszellen und den Körperflüssigkeiten (Blut und Lymphe) und zwischen diesen und der äußeren Luft.

Alle Arbeiten mit Gasen müssen auf die Eigentümlichkeit dieser Stoffe Rücksicht nehmen, die darin besteht, daß ihnen nicht ein bestimmtes nur von Druck und Temperatur abhängiges Volum zukommt; sie haben vielmehr stets das Bestreben ihr Volum zu vergrößern und in andere Gase hineinzudiffundieren. Man kann daher einem Gase nur dadurch ein bestimmtes Volum aufzwingen, daß man es in ein Gefäß mit festen Wänden einschließt.

Auf diese Weise haben Regnault und andere Forscher verschiedene Gase bei stets derselben Temperatur und demselben Druck gewogen und das Gewicht oder richtiger die Masse der Raumeinheit ermittelt. (Vgl. Ostwald, 1891, Allgem. Chemie, Leipzig, 1, 163). Um solche Bestimmungen des spezifischen Gewichts oder der Dichte der Gase untereinander vergleichen zu können, bedarf es der Festsetzung eines bestimmten Druckes und einer bestimmten Temperatur, bei denen alle Messungen stattfinden oder auf die sie doch umgerechnet werden müssen. Dieser Normaldruck ist zu 760 mm Hg., die Normaltemperatur zu 0° C angesetzt. Die Umrechnung der gewogenen Masse auf die bei Normaldruck und Normaltemperatur in demselben Raum enthaltene geschieht mit Hilfe der Gleichung

$$M_{760,\,0^\circ} = M_{p,\,t} \cdot \frac{760}{p} \cdot \frac{273 + t}{273},$$

worin $M_{p,t}$ die Masse bei dem Druck p und der Temperatur t, $M_{760,0^0}$ die Masse bei dem Druck von 760 mm Hg und der Temperatur 0^0 bedeutet.

Auf diese Weise sind für die in der Lehre von der Atmung wichtigen Gase folgende Werte der Dichte bestimmt worden (Wasser = 1 gesetzt):

Atmosphärische Luft	0,00129
Stickstoff (atmosphärischer) . .	126
Sauerstoff, O_2	143
Wasserstoff, H_2	009
Kohlenoxyd, CO	125
Kohlensäure, CO_2	198

Die Wägung der Gase ist ein Verfahren, das nur bei Anwendung der vollkommensten Hilfsmittel und großer Gasmengen zu brauchbaren Werten führt. Für physiologische Zwecke ist es viel vorteilhafter das Volumen zu bestimmen, das ein gegebenes Gas unter bekanntem Druck und bekannter Temperatur einnimmt. Rechnet man dasselbe dann in das Normalvolum um, so gelangt man mit Hilfe der oben angegebenen Gasdichten ohne weiteres zu der entsprechenden Masse, auf deren Ermittlung es ja dem Chemiker in letzter Linie immer ankommt. Zur Gewinnung des Normalvolums dient die Gleichung

$$V_{760,0^0} = V_{p,t} \cdot \frac{p}{760} \cdot \frac{273}{273 + t},$$

worin, ähnlich wie oben, $V_{760,0^0}$ das Volum bei 760 mm Hg. und 0^0 und $V_{p,t}$ das Volum bei dem Druck p und der Temperatur t bedeutet.

Der Gaswechsel zwischen den Zellen und den Flüssigkeiten des lebenden Körpers, sowie der Transport von Gasen ist ermöglicht durch die Fähigkeit aller wässerigen Lösungen Gase aufzunehmen.

Gase können im Wasser auf dreierlei Art enthalten sein:

1. in Form einer Emulsion oder Suspension,
2. in Lösung,
3. in chemischer Bindung.

Eine Suspension oder Emulsion liegt vor, wenn das Gas in Form von Bläschen bezw. als Schaum enthalten ist. Gasblasen kommen im Blute normalerweise nicht vor. Nach raschen Herabsetzungen des Luftdrucks (Kaissonarbeiter), nach Öffnung einer großen Vene und unter anderen Umständen treten sie aber im Blute auf und werden durch Verstopfung der Gefäße gefährlich. Gelöste und gebundene Gase finden sich dagegen regelmäßig im Blute. Mit diesen beiden Formen der Aufnahme hat sich demnach die physiologische Untersuchung allein zu befassen.

Sowie es keinen festen Körper gibt, der im Wasser nicht, wenigstens spurweise, löslich wäre, so gibt es auch kein im Wasser unlösliches

Gas. Die Löslichkeit ist aber für die einzelnen Gase eine sehr verschiedene; sie ändert sich ferner mit dem Drucke und der Temperatur. Gelöste Gase haben stets das Bestreben, aus der Flüssigkeit wieder zu entweichen, wenn nicht ein entsprechender Gegendruck von seiten des ungelösten Gases hergestellt wird. In der Sprache der Molekularphysik heißt dies, daß eine konstante Gaskonzentration in der Flüssigkeit nur dann aufrecht erhalten werden kann, wenn in der Zeiteinheit ebensoviele Gasmoleküle in die Flüssigkeit eintreten, als aus derselben entweichen. Damit ist zugleich gesagt, daß dieser Gegendruck nur dann wirksam sein kann, wenn er geleistet wird von jenem Gase, dessen Konzentration in der Lösung konstant bleiben soll. Sind neben dem fraglichen Gase noch andere vorhanden, so muß der auf das fragliche Gas entfallende Anteil des Gesamtdruckes (Teildruck oder Partialdruck) dem Drucke des aus der Lösung entweichenden Gases das Gleichgewicht halten.

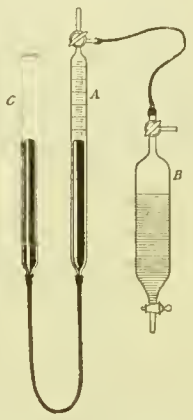


Fig. 28. Absorptiometer nach Ostwald.

Bezeichnet man mit g das Normalvolum der Gasmenge, welche von der Wassermenge h unter dem Drucke p aufgenommen wird, so bedeutet g/hp die von der Raumeinheit Wasser unter dem Drucke 1 mm Hg. und 760 g/hp die bei Atmosphärendruck gelöste Menge. Letzterer Wert heißt der Absorptionskoeffizient für das betreffende Gas und wird gewöhnlich mit α bezeichnet. Er ist um so kleiner, je höher die Temperatur. Die Abhängigkeit ist eine verwickelte und eine Berechnung des Wertes auf Grund theoretischer Annahmen nicht möglich. Es muß daher der Absorptionskoeffizient des Wassers für jede Gasart für gewisse nicht zu weit auseinanderliegende Temperaturen experimentell bestimmt und die zwischenliegenden Werte interpoliert werden.

Zur Bestimmung des Absorptionskoeffizienten bringt man in einem absperrbaren Raume das fragliche Gas mit dem vorher ausgekochten, also gasfreien Wasser zusammen, sorgt durch längeres Schütteln für die innige Berührung beider und beobachtet dann entweder die Druckänderung bei konstantem Volum oder die Volumänderung bei konstantem Druck. Die Einrichtung der Fig. 28 gestattet Messungen nach dem letzteren Verfahren. Man füllt die in ccm geteilte Röhre A mit dem Gase, das Gefäß B von bekanntem Rauminhalt mit dem ausgekochten Wasser und läßt dann von diesem unter Nachströmen des Gases eine gemessene Menge ausfließen. Durch Heben von C sorgt man dafür, daß der Druck innen dem äußeren Luftdruck gleich bleibt. Findet endlich nach wiederholtem Schütteln von B keine Volumverkleine-

rung mehr statt, so ist das Wasser mit dem Gase unter den Versuchsbedingungen gesättigt. Das verschwundene Gasvolum wird abgelesen und auf den Normalwert umgerechnet, p ist gleich dem äußeren Luftdruck weniger der Tension des Wasserdampfes, die absorbierende Wassermenge ist ebenfalls bekannt. Damit sind alle Daten zur Auswertung des Absorptionskoeffizienten für die Beobachtungstemperatur gegeben.

Für die physiologischen Betrachtungen sind die Absorptionskoeffizienten bei 38° die wichtigsten. Sie betragen für

Stickstoff	0,012
Sauerstoff	0,024
Kohlensäure	0,557
Kohlenoxyd	0,018

in reinem Wasser. Sind im Wasser Salze oder andere Stoffe gelöst, so werden die Absorptionskoeffizienten mit steigender Konzentration der Lösung kleiner. Nach Bohr (1905, Skand. Arch. 17, 112) haben die Absorptionskoeffizienten für Blutplasma bezw. für Blut folgende Werte:

	Blutplasma	Blut
Stickstoff	0,012	0,011
Sauerstoff	0,023	0,022
Kohlensäure	0,541	0,511

Es erhebt sich nun die Frage, wieviel von den drei Gasen im kreisenden Blute gelöst sein kann. Das arterielle Blut hat in der Lunge in Druckausgleich gestanden mit einem Gasgemenge, das ungefähr zu 6% aus Wasserdampf, zu 75% aus Stickstoff, zu 15% aus Sauerstoff und zu 4% aus Kohlensäure besteht. Angenommen, der Druck der Lungenluft sei 76 cm Hg., so entfallen auf Stickstoff, Sauerstoff und Kohlensäure bezw. $^3/_4$, $^1/_7$ und $^1/_{25}$ Atmosphäre. 100 cm³ Blut von 38° werden daher, wenn sie sich mit diesen Teildrücken ins Gleichgewicht gesetzt haben, enthalten:

Stickstoff	$1{,}1 \times {}^3/_4 = 0{,}8$	cm³
Sauerstoff	$2{,}2 \times {}^1/_7 = 0{,}3$	„
Kohlensäure	$51{,}1 \times {}^1/_{25} = 2{,}0$	„
	Summa 3,1	cm³.

Es soll nun das Ergebnis der Rechnung einer Prüfung unterworfen werden, durch den Versuch, die im Blute vorhandenen Gase zu gewinnen, ihre Menge und Art zu bestimmen.

Um einer Flüssigkeit die gelösten Gasmengen zu entziehen, benützt man die Erfahrung, daß die gelösten Gase von selbst wieder aus derselben abdunsten, wenn nicht ein entsprechend großer Gegendruck auf die Oberfläche der Flüssigkeit wirkt. Man braucht also nur über

der Flüssigkeit eine Atmosphäre herzustellen, die das zu entziehende Gas nicht enthält, um letzteres zu veranlassen, aus der Flüssigkeit zu entweichen.

Zur Erreichung dieses Zieles stehen drei Wege offen.

1. Man erzeugt über der Flüssigkeit eine Atmosphäre, die nur aus dem Dampf der Flüssigkeit besteht, indem man dieselbe zum Kochen erhitzt (Auskochen).

2. Man leitet durch die Flüssigkeit ein fremdes, mit dem auszutreibenden nicht in chemische Reaktion tretendes Gas (Auswaschen oder Ausspülen).

3. Man erzeugt über der Flüssigkeit einen luftleeren Raum (Auspumpen).

Letztere Methode empfiehlt sich besonders zur Gewinnung der Blutgase, weil sie nicht, wie das Kochen zur Zersetzung des Blutes und dadurch zu Gasverlusten führt, und anderseits viel besser als die Ausspülungsmethode gestattet, die im Blute enthaltenen Gase zu sammeln.

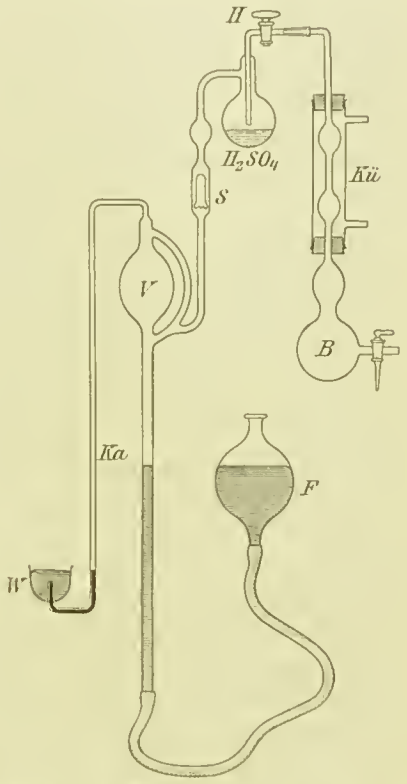


Fig. 29. Blutgaspumpe nach Chr. Bohr.

Zur Herstellung luftleerer Räume bedient man sich der Quecksilberpumpe. Sie besteht im wesentlichen aus drei kugligen Glasgefäßen, die man als Füll-, Vakuum- und Blutkugel unterscheiden kann. Man vergleiche hierzu Fig. 29 und Bohr 1909, in H. d. P. I, 221. Wird die Füllkugel F gehoben, so steigt das Quecksilber derselben in die Vakuumkugel V hinauf, wobei die in derselben enthaltene Luft durch das Kapillarrohr Ka und das Quecksilber der kleinen Wanne W entweicht. Gleichzeitig dringt das Quecksilber der Füllkugel gegen S empor, wird aber durch den dort befindlichen Schwimmer S an weiterem Emporsteigen gehindert. Wird hierauf die Füllkugel F wieder genügend tief gesenkt, so steigt das Quecksilber der Wanne W in dem Kapillarrohr empor ohne in die Vakuumkugel V überzufließen, weil die Länge des Rohres größer ist als die Barometerhöhe. Es entsteht in V ein luftleerer oder doch luftverdünnter Raum, in den sich die Luft der rechts anschließenden Räume ergießt, sobald das Quecksilber unter die Mün-

dung der Verbindungsröhre gelangt. Durch einen zweiten Pumpenschlag wird V neuerdings entleert und die Luftverdünnung in der Pumpe weiter gesteigert bis ein genügendes Vakuum erreicht ist. Nun erst läßt man mit Hilfe des Schwanzhahnes die auszupumpende Blutmenge in die Kugel B eintreten, nachdem man vorher den Hahn H geschlossen hat. Das Blut läßt unter starkem Aufschäumen einen Teil seiner Gase entweichen, die unter zeitweiliger Öffnung des Hahnes H nach V übergeleitet werden. Hierbei passieren sie das mit Schwefelsäure beschickte Kölbchen, in welchem die Wasserdämpfe zurückgehalten werden. Stülpt man über das untere Ende der Kapillarröhre Ka ein mit Quecksilber gefülltes Sammelrohr, so können die Gase des Blutes in letzteres übergeleitet werden. Zur vollständigen Entgasung müssen die entbundenen Gase wiederholt aus B entfernt und das Blut gut durchgeschüttelt oder aber zum Aufkochen gebracht werden, wozu bei dem niedrigen Drucke schon die Temperatur von 40° genügt. Durch die oberhalb B angebrachte Kühlvorrichtung Kü werden die Wasserdämpfe zum größten Teil kondensiert.

Die Auspumpung von 50 cm³ defibrinierten Rinderblutes ergibt ein Gasvolum von 34 cm³, gemessen bei 18°C und 60 cm Hg. Zur Gewinnung des Normalvolums multipliziert man mit den beiden echten Brüchen $^{60}/_{76}$ und $^{273}/_{291}$ und erhält den Wert 25,3 cm³ oder 50,6 cm³ in 100 Blut. Die Gasmenge, welche unter den gegebenen Verhältnissen bei Körpertemperatur von 100 cm³ Blut gelöst werden kann, wurde oben zu 3,1 berechnet. In Wirklichkeit finden sich aber 50,6 cm³; es müssen demnach 47,5 cm³ in anderer Weise im Blute enthalten sein und hierfür kommt nur die chemische Bindung in Betracht.

Ein näherer Einblick in die Art wie diese Gasmengen im Blute enthalten sind, kann erst gewonnen werden, wenn die Zusammensetzung des Gemisches bekannt ist. Hierzu entfernt man zunächst die Kohlensäure, indem man in das Rohr eine kleine Menge Kalilauge einführt. Sofort steigt das Niveau des Quecksilbers in der Röhre zum Zeichen, daß ein Teil des Gases von der Lauge gebunden wird. Nachdem der Prozeß — durch Schütteln beschleunigt — abgelaufen ist, findet man, daß das Volum der Blutgase (nach Reduktion auf den Normalwert) nur noch 8 cm³ beträgt. Es sind also 17,3 cm³ CO_2 vorhanden gewesen oder 34,6 in 100 cm³ Blut.

Man geht nun an die Entfernung des Sauerstoffes, zu welchem Zwecke man eine Lösung von Pyrogallussäure in die Röhre einbringt, die sich in der alkalischen Flüssigkeit unter Bildung brauner Oxydationsprodukte zersetzt und dabei den Sauerstoff verschwinden läßt. Sobald dieser Prozeß beendigt ist, ergibt eine neue Ablesung eine weitere Reduktion des Gasvolums um 7 cm³, welche auf Rechnung des Sauerstoffs zu setzen ist. Es bleibt an der Spitze der Röhre nur noch eine kleine

Gasmenge von 1 cm³ zurück, die im wesentlichen aus Stickstoff besteht. Die Analyse ergibt demnach für 100 Blut einen Gehalt von

CO_2 34,6 cm³ oder Volumprozent
O_2 14,0 „ „ „
N_2 2,0 „ „ „

Von größerem Interesse ist der Gasgehalt von Blutproben, die ungeronnen und ohne Berührung mit Luft zur Auspumpung gelangen. Auf solche Versuche beziehen sich die Zahlen der nachstehenden Tabelle, die von Bohr und Henriques mitgeteilt worden sind. Sie stammen von drei Versuchen (I, II, III) an Hunden unter möglichst normalen Verhältnissen. Die Blutentnahme geschah allmählich, stetig und gleichzeitig aus Arterie und r. Herz. Die Gerinnung war durch Blutegelextrakt aufgehoben (Arch. de P. 1897, 23; H. d. P. I, 82).

	Sauerstoff		Kohlensäure		Stickstoff	
	Art.	r. Herz	Art.	r. Herz	Art.	r. Herz
I	25,6	17,3	44,0	51,5	1,23	1,31
II	21,3	11,9	42,6	48,5	1,19	1,06
III	20,3	14,4	45,9	50,3	1,18	1,40
Mittel	22,4	14,5	44,2	50,1	1,20	1,26

Die Differenz des Sauerstoffgehaltes zwischen arteriellem und venösem Blute entspricht der Sauerstoffmenge, die pro 100 Blut in der Lunge aufgenommen wird und weiter die Differenz des Kohlensäuregehaltes der dort abgegebenen Kohlensäure. Dividiert man die Differenz des Kohlensäuregehalts durch die Differenz des Sauerstoffgehaltes, welcher Quotient als respiratorischer Quotient (R. Q.) bezeichnet wird (s. u.), so erhält man

$$\frac{CO_2}{O_2} = \frac{5 \,.\, 9}{7 \,.\, 9} = 0{,}76.$$

Der Stickstoffgehalt ist im arteriellen und venösen Blut innerhalb der Fehlergrenzen identisch, stets aber größer, als nach Löslichkeit des Gases zu erwarten ist. Wie Bohr gefunden hat (1897, C. R., 124, 414) enthält das Plasma nur gelösten Stickstoff, dagegen bindet das Hämoglobin in noch nicht näher bekannter Weise bei Anwesenheit von Sauerstoff kleine Mengen von Stickstoff. Der Stickstoffgehalt von zwei Volumprozent der oben im Rinderblut gefunden wurde, muß zum Teil auf Versuchsfehlern beruhen (Eindringen von Luft in die Pumpe).

Die Bindung des Sauerstoffs im Blute.

Der Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes beträgt nach obiger Tabelle im Mittel 22,4 Volumprozent, etwa das 70 fache der im Blute löslichen Menge. Teilt man das Blut in Plasma und Kruor, so findet man im ersteren nur soviel Sauerstoff als dessen Löslichkeit entspricht. Die Menge wächst proportional dem Drucke, folgt somit dem Gesetz von Henry. Der beiweitem größte Teil des Sauerstoffs findet sich im Kruor. Die Menge ist, wie die Zahlen der Tabelle zeigen, in weiten Grenzen schwankend. Um eindeutige Werte zu erhalten, muß das Blut stets bei derselben Temperatur und demselben Druck mit Sauerstoff gesättigt werden. Es muß die gebundene Menge ferner auf einen bestimmten Bestandteil des Kruors bezogen werden, wozu sich am besten das Eisen eignet. Bohr hat daher den Begriff der spezifischen Sauerstoffkapazität eingeführt (1891, Skand. Arch. 3, 101), worunter er versteht die Sauerstoffmenge, welche pro g Eisen gebunden wird, wenn das Blut bei Zimmertemperatur und dem Sauerstoffdruck der Luft (ungefähr 150 mm Hg.) sich mit dem Gase gesättigt hat.

Bestimmt man die pro g Eisen gebundene Sauerstoffmenge einmal für das Blut, dann für eine daraus dargestellte Hämoglobinlösung, endlich für das aus dem Hämoglobin abspaltbare Hämochromogen, so findet man übereinstimmende Werte (Bohr, H. d. P. I, 95). Damit ist bewiesen, daß die Bindung des überschüssigen Sauerstoffs auch innerhalb der Körperchen durch den Blutfarbstoff, speziell durch das Hämochromogen geschieht.

Die Art der Bindung ist aber in den drei Fällen eine verschiedene. Die Bindung des Sauerstoffs durch das Hämochromogen ist eine feste, unter der Pumpe nicht merklich dissoziierende. Die Bindung durch das Hämoglobin, sowie durch den Farbstoff der Körperchen, das sog. Hämochrom, eine lockere, d. h. durch die Pumpe spaltbare. Sättigt man Blut oder Hämoglobinlösungen mit Sauerstoff bei verschiedenen Partialdrücken des Gases und bestimmt dann durch Auspumpen die aufgenommenen Mengen, so findet man, daß dieselben nicht proportional dem Drucke wachsen, sondern zuerst rasch, dann langsamer einem Grenzwert zustreben, der bei dem gewöhnlichen Sauerstoffdruck der Luft praktisch erreicht ist. Sollen bei dem Versuche vergleichbare Werte erhalten werden, so muß die Kohlensäurespannung konstant bleiben. Auf diese Weise hat Krogh (1904, Skand. Arch. 16, 390) für Pferdeblut von 38° die zusammengehörigen Werte von Sauerstoffdruck und -gehalt bestimmt, welche in der nebenstehenden Fig. 30 dargestellt sind. Die gestrichelte Gerade, die sich nur sehr wenig von der Abszissenachse abhebt, stellt die im Plasma gelösten Sauerstoffmengen dar.

So klein diese Mengen sind, so spielen sie doch in dem Gaswechsel eine ausschlaggebende Rolle, weil das Blut nur durch sein Plasma mit den benachbarten Geweben in Beziehung tritt. Die Entnahme von Sauerstoff aus dem Blute wird daher immer zunächst aus dem Plasma geschehen, welches dann seinerseits den Verlust aus dem Sauerstoffvorat der Blutkörper ersetzt. Der Gehalt des Plasmas an Sauerstoff wird daher jederzeit von dem Drucke abhängen, unter welchem der Sauerstoff in den Blutkörpern steht, über welchen Druck eben die Spannungskurve Auskunft gibt.

Bohr und dessen Schüler haben nachgewiesen, daß in einer gegebenen Blutprobe die Sauerstoffspannung nicht allein von der gebundenen Menge abhängig ist. (1904, Zb. f. P. 17, 661; 1904, Skand.

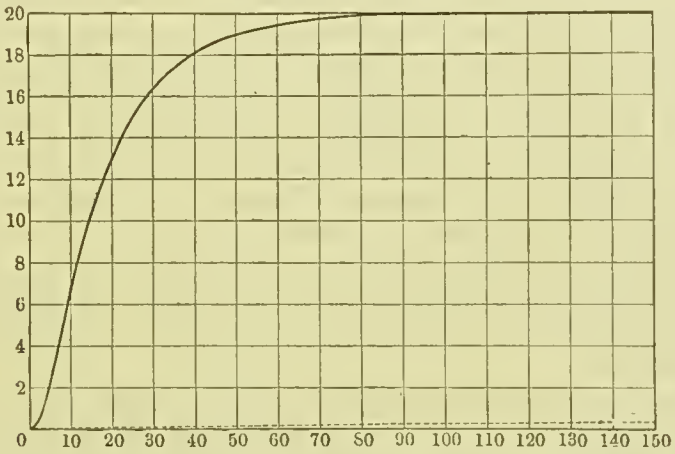


Fig. 30. Sauerstoffspannungskurve für Pferdeblut von 38°. Die Ordinaten bedeuten Volumprozent die Abszissen Sauerstoffdrucke in mm Hg (Bohr a. a. O. S. 87).

Arch. 16, 402). Sie wird auch von dem gleichzeitig herrschenden Kohlensäuredruck beeinflußt in dem Sinne, daß mit der Zunahme desselben die Kurve der Sauerstoffspannung flacher verläuft, während der Grenzwert, dem die Kurve zustrebt, nicht verändert wird. Die Folge ist, daß die einem bestimmten Sauerstoffgehalt des Blutes entsprechende Spannung um so höher wird, je mehr Kohlensäure gleichzeitig vorhanden ist. Man kann diese Tatsache auch so ausdrücken, daß man sagt, die in das Blut eindringende Kohlensäure begünstigt die Abgabe von Sauerstoff aus dem Blute.

Ferner ist die spezifische Sauerstoffkapazität unter verschiedenen physiologischen Bedingungen veränderlich, wodurch Verschiebungen des Grenzwertes stattfinden, dem die Spannungskurve zustrebt (Bohr, 1891, Skand. Arch. 3, 142; Tobiesen, 1895, ebenda 6, 273). Auch

hierdurch kann die einem bestimmten Sauerstoffgehalt entsprechende Spannung in weiten Grenzen verändert werden. Hiervon wird weiter unten noch die Rede sein.

Durch die Untersuchung der Spannungskurven kann ein weiterer Beweis dafür erbracht werden, daß der aus den Blutkörpern gewonnene Farbstoff, das Hämoglobin, verschieden sein muß von dem in den unversehrten Blutkörpern enthaltenen (s. oben S. 26). Die Spannungskurve verläuft für die Hämoglobinlösungen, bei gleichem Sättigungswert pro g Hämoglobin oder Eisen, stets flacher als die des Blutes (Bohr, 1904, Zb. f. P. 17, 688).

Die Bindung des Kohlenoxyds durch das Blut.

Die Erfahrungen über die Bindung des Sauerstoffs durch das Blut erhalten eine wichtige Ergänzung durch das Verhalten des Blutes dem Kohlenoyxd gegenüber. Sättigt man Blut mit Kohlenoxyd bei 150 mm Hg Druck, so nimmt es von diesem gerade soviel auf wie unter gleichen Bedingungen vom Sauerstoff. Dasselbe gilt für Hämoglobinlösungen (Lothar Meyer, 1859, Zeitschr. f. rat. Med. 5, 83; Bock, 1895, die Kohlenoxydintoxikation, Kopenh.). Aus beiden kann das Kohlenoxyd wieder ausgepumpt werden (Zuntz, 1872, A. g. P. 5, 584). Das Hämochromogen bindet dagegen das Kohlenoxyd fest. Die pro g Eisen gebundene Menge ist individuell und auch bei demselben Tier je nach den Versuchsbedingungen verschieden (spezifische Kohlenoxydkapazität).

Diese Erfahrungen, sowie die weitere, daß die Kohlenoxydverbindungen des Blutfarbstoffes ein dem Oxyhämoglobin sehr ähnliches Absorptionsspektrum besitzt, machen es gewiß, daß das Kohlenoxyd an denselben Ort des Hämoglobinmoleküls gebunden wird wie der Sauerstoff. Die Bindung ist indessen eine festere, was sich darin äußert, daß sich die Spannungskurve rascher dem Grenzwert nähert, derart, daß bei 20 mm Hg Kohlenoxydspannung die Sättigung schon nahezu erreicht ist (zu 99%).

Sind CO und O_2 gleichzeitig und mit gleichem Partialdruck vorhanden, so verdrängt das CO den O_2 aus dem Blutfarbstoff und selbst bei niederem Partialdruck nimmt das Kohlenoxyd einen erheblichen Teil des Blutfarbstoffes für sich in Anspruch. Den vollständigsten Aufschluß hierüber geben die Versuche von Haldane und Smith (1898, J. of P. 22, 231). Durch ein sehr zweckmäßiges, von ihnen ausgebildetes kolorimetrisches Verfahren bestimmten sie den Sättigungsgrad einer 1% igen Blutlösung mit Kohlenoxyd, nachdem diese bei Zimmertemperatur mit Luft geschüttelt worden war, die wechselnde, aber stets sehr kleine Zusätze von Kohlenoxyd enthielt. Nachstehende Tabelle gibt über die Ergebnisse Auskunft.

Prozent CO in der Luft	Prozentische Sättigung des Hämoglobins mit CO
0,025	27
0,05	42
0,10	59
0,20	74
0,30	81
0,40	85
0,50	88

Wie man sieht, ist bei einem Gehalt der Luft an Kohlenoxyd von nur ¼ pro Mille (0,025%) über ein Viertel des Blutfarbstoffes an das Gas gebunden, bei einem Gehalt von 0,5% nahezu $^9/_{10}$. Es ist daher begreiflich, daß schon kleine Beimengungen dieses Gases zur Atmungsluft erhebliche Störungen der Atmungstätigkeit hervorrufen können, weil ein beträchtlicher Teil des Blutfarbstoffes mit dem Gase in relativ feste Verbindung eintritt und dadurch für den Sauerstofftransport nicht mehr verwendbar ist. Der Gleichgewichtszustand zwischen Sauerstoff und Kohlenoxyd wird bei der großen Verdünnung des letzteren Gases natürlich sehr langsam erreicht, so daß die Vergiftung in schleichender Weise eintritt. Dem Tode pflegen Erstickungskrämpfe vorauszugehen.

Öffnet man ein Tier, das durch Kohlenoxyd erstickt worden ist, so findet man Arterien und Venen von demselben kirschroten Blute gefüllt, das sich durch Schwefelammonium nicht reduzieren läßt. Der Unterschied der Farbe gegen normales Blut tritt namentlich in Verdünnung deutlich hervor und darauf beruht die Sättigungsbestimmung mit Hilfe einer Karminlösung von bekanntem Titer, wie sie von Haldane und Smith ausgebildet worden ist (1896, J. of P. 20, 502).

Die Bindung der Kohlensäure im Blute.

Die Menge der Kohlensäure im Blute ist bedeutend größer als ihrer Löslichkeit unter dem herrschenden Kohlensäuredruck entspricht (vgl. S. 100). Trennt man das Plasma oder Serum von den Körperchen, so findet man im ersteren etwa $^2/_3$, in letzteren ⅓ der Kohlensäure; in beiden müssen daher kohlensäurebindende Stoffe vorhanden sein.

Bei Besprechung der Salze des Serums S. 36 wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Mengen des Chlors und der Schwefelsäure nicht ausreichen um die basischen Affinitäten abzusättigen. Für die Bindung des übrig bleibenden Alkalis kommt zunächst die Kohlensäure in Betracht. Die Anwesenheit von kohlensauren Alkalien im Blutserum ist von Gürber mit Hilfe der Dialyse nachgewiesen worden (1894, Würzb. Verh. 28; 1895, Sitzgsber. 23. Febr.). Von den beiden Karbonaten

ist das saure unter der Luftpumpe zerlegbar, das neutrale nicht. Wird Serum ausgepumpt, so bleibt das Monokarbonat unzerlegt und gibt seine Kohlensäure erst ab auf Zusatz von Säure. Pflüger fand auf diese Weise in zwei Blutproben, bezw. 5 und 9 Volumprozent Kohlensäure als Monokarbonat (Die Kohlensäure des Blutes, Bonn 1864, S. 11). Als Bikarbonat könnten daher 10—18 Volumprozent Kohlensäure an Alkali gebunden sein.

Die Menge der im Serum vorhandenen Alkalikarbonate wird beeinflußt durch die Konkurrenz zwischen der Kohlensäure und den sauren Affinitäten der Eiweißkörper. Gürber hat nachgewiesen (a. a. O.), daß ein Teil der Alkalimetalle des Serums nicht im Dialysat erscheint, solange der Kohlensäuredruck niedrig ist, dagegen durch den Pergamentschlauch hindurchtritt, wenn das Serum mit Kohlensäure gesättigt wird. Es werden also durch den hohen Kohlensäuredruck die Alkalialbuminate zerlegt und das Alkali zur Bindung an die Kohlensäure frei gemacht. Diese weitgehende Spaltung der Albuminate tritt unter normalen Verhältnissen nicht ein, so daß die an Alkali gebundene Menge der Kohlensäure den oben angegebenen Betrag von 10—20 Volumprozent nicht wesentlich übersteigen wird. Der Rest der Kohlensäure muß demnach anderweitig gebunden werden, wahrscheinlich an die Eiweißkörper. Verschiedene Erfahrungen sprechen für eine solche Annahme: Vor allem die gleich zu erwähnende Bindung der Kohlensäure durch das Globin des Blutfarbstoffes, sodann die Bindung der Schwefelsäure bei der fraktionierten Ausfällung der Eiweißkörper des Serums mit Ammoniumsulfat, wobei Ammoniak in Freiheit gesetzt wird (Inagaki, 1906, Würzb. Verh. 38). Endlich ist von Siegfried die lockere Bindung der Kohlensäure als eine ganz allgemeine Eigenschaft der Aminogruppen des Eiweißmoleküls erkannt worden (E. d. P. 1910, 9.)

An der Bindung der Kohlensäure in den Blutkörperchen sind ebenfalls mehrere Stoffe beteiligt. Zunächst ist wieder ein, wenn auch nur kleiner Teil in dem Wasser der Körperchen gelöst. Ein weiterer Teil der Kohlensäure ist an die Alkalien der Körperchen in Konkurrenz mit den sauren Affinitäten des Hämoglobins gebunden. Endlich ist die Eiweißkomponente des Hämoglobin, das Globin imstande, auch bei Abwesenheit von Alkalien, durch seine Aminogruppen Kohlensäure zu binden; die Verbindung ist von Bohr als Karbohämoglobin bezeichnet worden (1890, Zb. f. P. 4, 253; 1891, Skand. Arch. 3, 64). Die vom Hämoglobin aufgenommene Menge der Kohlensäure ist bei demselben Druck nicht immer die gleiche (Bohr, 1891, Skand. Arch. 3, 55), so daß man die Existenz verschiedener Karbohämoglobine annehmen muß. Daß die Kohlensäure an einem anderen Orte des Hämoglobinmoleküls angelagert wird als der Sauerstoff und das Kohlenoxyd, geht aus der Erfahrung hervor, daß die Kohlensäureverbindung durch den gleich-

zeitig anwesenden Sauerstoff bezw. das Kohlenoxyd nicht merklich beeinflußt wird. Durch die Kohlensäurebindung wird ferner die Lichtabsorption des Hämoglobins nicht verändert.

Infolge der Vielheit der Stoffe, welche an der Bindung der Kohlensäure des Blutes beteiligt sind, ist die Untersuchung der Verteilung des Gases auf die einzelnen Stoffe schwierig und die Kenntnis eine noch mangelhafte. Eine weitere Verwickelung erfährt das Problem durch die Wechselwirkungen zwischen Plasma und Körperchen, die sich vollziehen, wenn die Kohlensäurespannung eine Änderung erfährt. Dringt Kohlensäure in das Plasma ein, so verdrängt sie nicht nur die Eiweißkörper aus ihrer Bindung mit den Alkalien, sondern ist anscheinend imstande durch ihre Massenwirkung mit dem Chlor des Kochsalzes in Konkurrenz um das Natrium zu treten. Der Prozeß wird unterstützt durch die gleichzeitige Überwanderung von Chlor aus dem Serum in die Körperchen, wie von Nasse zuerst beobachtet worden ist (Marburger Sitzungsber. 1874, 56). Dabei nimmt der osmotische Druck in den Körperchen zu, so daß sie Wasser aus dem Plasma aufnehmen (Hamburger, 1891, Z. f. B. 28, 405). Alle die genannten Vorgänge kommen darin überein, dem Plasma die Fähigkeit zu verleihen große Mengen von Kohlensäure aufzunehmen, ohne merkliche Zunahme seiner Kohlensäurespannung. Anderseits wird beim Entweichen der Kohlensäure das freiwerdende Alkali wieder an Chlor und Eiweiß gebunden und dadurch eine Änderung der Reaktion verhütet.

Die Lungenatmung.

Der Gasaustausch zwischen dem Blut und seiner Umgebung kann nur in den dünnwandigen Abschnitten des Gefäßsystems stattfinden, d. h. in den Kapillarsystemen des kleinen und des großen Kreislaufes. Am meisten ist über den Gasaustausch in den Lungen bekannt, weil die Zusammensetzung der Lungenluft und damit die Spannung der in ihr enthaltenen Gase der Bestimmung zugänglich ist. Sind auch die Spannungen der Blutgase bekannt, so erhält man Aufschluß über die Kräfte, durch welche der Gasaustausch bewerkstelligt wird.

Die Veränderungen, welche die atmosphärische Luft beim Eintritt in die Lunge erfährt, bestehen in der Erwärmung auf Körpertemperatur, in der Sättigung mit Wasserdampf, in einer Minderung des Sauerstoffs und einer Vermehrung der Kohlensäure. Die durchschnittliche prozentische Zusammensetzung der eingeatmeten Luft ist 20,96 Sauerstoff, 78 Stickstoff, 1 Argon, 0,04 Kohlensäure. Bei normalem Luftdruck entfällt somit auf den Sauerstoff ein Partialdruck von 158 mm Hg, auf die Kohlensäure 0,3 mm. Die Exspirationsluft enthält bei ruhiger Atmung im Mittel 16,4% Sauerstoff und 4% Kohlensäure. Bei Be-

rechnung der zugehörigen Gasspannungen muß man berücksichtigen, daß ein erheblicher Teil des Druckes (50 mm Hg) für die Tension des Wasserdampfes in Abzug zu bringen ist. Die Spannungen stellen sich damit auf 116 mm Hg für den Sauerstoff und 28 für die Kohlensäure.

Die Luft der Lungenalveolen, mit der das Blut in Gasaustausch steht, weicht aber noch mehr von der atmosphärischen ab, weil der Ausatmungsluft ein Quantum unveränderter Luft beigemischt ist, das aus den Luftwegen (Bronchien, Luftröhre, Rachen- und Nasenraum) stammt. Nimmt man die Größe dieses „schädlichen Raumes" zu ungefähr 140 ccm an (Loewy, 1894, A. g. P. 58, 416) und die Größe des Atemzuges zu 500 ccm, so berechnet sich die prozentische Zusammensetzung der Alveolenluft zu 14,6 Sauerstoff und 5,6 Kohlensäure, welcher Spannungen von 104 bezw. 40 mm Hg entsprechen (Bohr, H. d. P. 1, 139). In der Lungenoberfläche muß aber die Sauerstoffspannung noch niedriger sein. Würde nämlich in der, zweifellos sehr dünnen, Flüssigkeitsschicht, welche die Lungenfläche überkleidet, der Sauerstoffdruck der Alveolenluft herrschen (104 mm Hg), so würde sich der Sauerstoff im Gleichgewicht befinden und ein Eindringen desselben unmöglich sein. Damit ein beständiger Strom von Sauerstoff von der Stärke, wie er zum Leben nötig ist, in die feuchte Lungenfläche eindringt, bedarf es einer Druckdifferenz, die sich berechnen läßt, wenn die Größe des Minutenvolums, die Lungenoberfläche und außerdem noch eine Konstante bekannt ist, die von Bohr als Invasionkoeffizient bezeichnet worden ist. Sie gibt an, wieviel Sauerstoff bei der gegebenen Temperatur während einer Minute durch den cm^2 der Oberfläche in die Flüssigkeit eindringt, wenn der Druck des Gases 760 mm beträgt (H. d. P. 1, 61 u. 141). Legt man eine Sauerstoffaufnahme von 350 ccm pro kg und Stunde und eine Lungenfläche von 1,25 m^2 pro kg zugrunde, so findet man eine Druckdifferenz von 29 mm. Dadurch sinkt der Druck in der dünnen Flüssigkeitsschicht der Lungenoberfläche von 104 auf 75 mm Hg. Eine entsprechende Rechnung für den Differenzdruck der Kohlensäure ergibt, daß ihre Spannung in der Lungenoberfläche nur wenige mm höher ist als in der Alveolenluft (H. d. P. 1, 141).

Es entsteht nun die Frage, wie sich die Spannung der beiden Gase im Blute stellt. Ist die Spannung des Sauerstoffs im arteriellen Blute gleich oder niedriger als in der Lungenoberfläche, so kann die Diffusion genügen, um das Eindringen des Gases in das Blut zu bewerkstelligen. Ist aber der Sauerstoffdruck im Blute höher, so muß eine Arbeitsleistung der Lunge nach Art einer Sekretion oder Resorption hinzutreten. Analoge Überlegungen gelten für die Kohlensäure. Auch hier würde in Falle einer Bewegung in der Richtung gegen die höhere Spannung eine sekretorische Tätigkeit des Lungengewebes anzunehmen sein.

Zur Messung der Gasspannungen im strömenden Blute hat

Bohr eine Stromuhr besonderer Form benützt, in welcher die beiden sich wechselweise verdrängenden Blutsäulen nicht durch eine Öl- sondern durch eine Luftschicht voneinander getrennt sind. Diese Luftmenge ,die mit dem strömenden Blute in andauernder Berührung bleibt, wird früher oder später ihre Spannungen mit denen des Blutes ins Gleichgewicht setzen. Ist dieser Zustand erreicht, so gibt eine Analyse der Luft (ihre Temperatur und Druck als bekannt vorausgesetzt) Auskunft über die Partialdrücke des Sauerstoffs und der Kohlensäure, die mit denen des Blutes übereinstimmen müssen. Die Versuche ergaben einen Sauerstoffdruck des arteriellen Blutes, der in allen Fällen höher war als die Spannung dieses Gases in der Lungenoberfläche und meist auch höher als in der Alveolarluft: während die Kohlensäurespannung mehrfach im Blute niedriger war als in der Lungenluft (1890 Skand. Arch. 2, 236). Neuere von Bohr mitgeteilte Versuche (1909, Zb. f. P. 21, Nr.12), in denen eine viel raschere Ausgleichung der Spannungen stattfand, führten zu gleichem Ergebnis.

Für den Sauerstoff kamen zu gleichem, nur noch deutlicherem Ergebnis Haldane und Smith (1896—1897, J. of P. 20, 497; 22, 231). Sie wandten schwache Kohlenoxydvergiftungen an, indem sie Luft atmen ließen, der sehr kleine, bekannte Mengen CO zugemischt waren. Nach einiger Zeit stellt sich der Kohlenoxydgehalt des Blutes auf einen konstanten Wert ein; eine weitere Aufnahme des Gases findet dann nicht mehr statt. Da eine aktive Rolle der Lunge bei der Aufnahme des Gases nicht angenommen werden kann, muß die Aufnahme beendigt sein, sobald die Spannungen sich ausgeglichen haben. Die prozentische Sättigung des Blutfarbstoffs mit Kohlenoxyd wurde mit der von den Verfassern ausgearbeiteten kolorimetrischen Methode gemessen. Sie hängt ab von dem Verhältnis der Teildrücke der beiden um den Farbstoff konkurrierenden Gase, des Kohlenoxyds und des Sauerstoffs. Durch Versuche, bei welchen der Blutfarbstoff mit bekannten Mischungen beider Gase geschüttelt wird, lassen sich die Beziehungen dieser Größen ermitteln. Das Verfahren hat den Vorzug mit sehr kleinen Blutmengen auszukommen, so daß die Versuche auch am Menschen angestellt werden konnten. Die Versuche, die sich außerdem auf verschiedene Tiergattungen erstreckten, ergaben für Warmblüter ausnahmslos einen arteriellen Sauerstoffdruck, der höher war, nicht nur wie die Spannung in der Lunge, sondern selbst wie in der Inspirationsluft. An der aktiven Rolle der Lunge bei dem Gasaustausch zwischen Blut und Luft kann somit nicht mehr gezweifelt werden. Man vgl. aber hiezu Krogh 1910 Skand. A. 23, 248.

Damit ist natürlich nicht gesagt, daß diese fördernde oder sekretorische Tätigkeit stets und immer in gleichem Maße vor sich gehen müßte und daß der Diffusion keine Bedeutung zukäme. Gase, welche

in dem normalen Atmungsvorgang keine Rolle spielen, wie das Kohlenoxyd, Stickstoff u. a., werden voraussichtlich nur durch Diffusion eindringen; für den Schwefelwasserstoff läßt sich der rasche Durchtritt durch die Lunge durch einen einfachen Versuch nachweisen (vgl. Magnus 1902, A. e. P. 48, 103). Es ist sogar unter Anwendung verhältnismäßig geringer Drucke möglich Gase in Form feiner Bläschen in das Blut überzutreiben, ohne daß eine Zerreißung des Lungengewebes dabei zu erfolgen braucht (Ewald und Kobert, 1883, A. g. P. 31, 160). Da aber hierfür, wie für die Diffusion, vermutlich nur die Kittfugen zwischen den Zellen in Betracht kommen, so dürfte der Anteil der Diffusion an dem Gasaustausch wohl nur ein geringer sein.

Entsprechend der sekretorischen Funktion, welche die Lunge bei der Atmung erfüllt, zeigt sich, daß ihre Tätigkeit wie die vieler anderen Drüsen, vom Nervensystem abhängig ist. Dies läßt sich am sichersten nachweisen an solchen Tieren, bei denen es ohne Störung der natürlichen Atmung gelingt, den Gasaustausch der beiden Lungen unabhängig voneinander zu untersuchen. Solche Versuche hat Maar (1902—1903, Skand. Arch. 13, 309; 15, 15) an Schildkröten, Henriquez, (1892, ebenda 4, 194) an Kaninchen ausgeführt. Beide finden, daß die beiden Lungen in bezug auf die Größe des Gaswechsels und des respiratorischen Quotienten durchaus nicht immer gleiche Arbeit leisten, daß vielmehr ein periodisches Schwanken beider Werte die Regel bildet. Gleichzeitig besteht jedoch eine weitgehende Fähigkeit zur Kompensation, so daß eine verminderte Tätigkeit der einen Lunge durch eine erhöhte der anderen gedeckt werden kann. Reizung des Vagus hat beim Kaninchen, sofern damit keine Störung der Herztätigkeit verknüpft ist, eine Steigerung des Gaswechsels, im anderen Falle eine Verminderung desselben zur Folge. In beiden Fällen wird aber der respiratorische Quotient so verändert, daß er sich dem Werte 1 nähert.

Die innere oder Gewebsatmung.

Das Blut tritt nach den vorstehenden Ausführungen mit einer Sauerstoffspannung von etwa 120 mm und einer Kohlensäurespannung von etwa 20 mm in die Kapillaren des großen Kreislaufes ein. Die Spannung dieser Gase in den Geweben ist nicht bekannt, doch kann wohl angenommen werden, daß die Spannung des Sauerstoffes niedrig, die der Kohlensäure dagegen hoch ist. Hierfür spricht vor allem der sehr geringe Gehalt der Lymphe an Sauerstoff und ihr Reichtum an Kohlensäure (Hammarsten, 1871, Leipziger Arbeiten 6, 121; Tschiriew, 1874, ebenda 9, 38). Die Bedingungen für eine Diffusion des Sauerstoffes aus dem Blute in das Gewebe und der Kohlensäure in umgekehrter Richtung sind somit vorhanden, ob sie aber unter allen Um-

ständen ausreichen, muß vorläufig dahin gestellt bleiben. Was insbesondere die Kohlensäure betrifft, so muß beachtet werden, daß die Bildung saurer Stoffwechselprodukte (Milchsäure, Phosphorfleischsäure) in vielen Fällen nachgewiesen worden ist, welche Produkte infolge ihrer Affinität zu den Alkalien der Körperflüssigkeiten einen die Spannung der Kohlensäure steigernden Einfluß ausüben müssen.

Indem das Blut durch die Kapillaren des großen Kreislaufes hindurchtritt, was bekanntlich bei der großen Breite des gesamten Strombettes an dieser Stelle mit sehr geringer Geschwindigkeit geschieht, vermindert sich sein Sauerstoffgehalt im Mittel um 8% und erhöht sich der Kohlensäuregehalt um etwa 6%. Bliebe hierbei die Dissoziationskurve des Oxyhämoglobins unverändert, so müßte, wie aus Fig. 30 (auf S. 105) abgelesen werden kann, die Sauerstoffspannung innerhalb der Kapillare zuerst rasch, dann langsamer auf den Wert von 20 mm oder selbst noch darunter sinken, so daß die Druckdifferenz zwischen Blut und Gewebe sehr stark verringert würde.

Es lassen sich aber mehrere Einrichtungen nachweisen, wodurch der Organismus diesem Spannungsabfall vorbeugt oder ihn doch sehr vermindert. Zunächst übt die gleichzeitig in das Blut eindringende Kohlensäure ihren die Sauerstoffspannung steigernden Einfluß auf das Oxyhämoglobin aus, wie dies oben bereits ausgeführt worden ist. (Man vgl. hierzu Bohr, H. d. P. 1, 197). Sodann kann durch Erhöhung der Geschwindigkeit und Konzentration des Blutes eine ähnliche Wirkung erzielt werden. Wird die ein Gewebe durchströmende Blutmenge vermehrt, so verteilt sich der Sauerstoffverbrauch auf ein größeres Blutquantum und das Blut wird mit einem höheren Gehalt an Sauerstoff und mit einer höheren Spannung desselben in der Vene eintreffen, als unter gewöhnlichen Verhältnissen. Im Sinne einer Erhöhung der Konzentration des Blutfarbstoffes und damit des Sauerstoffes wirkt die bei allen arbeitenden Organen beobachtete Vermehrung der Lymphbildung, in den Drüsen die Abscheidung der Sekrete und bei der Muskelarbeit die Schweißsekretion. Endlich besteht noch die weitere Möglichkeit, die spezifische Sauerstoffkapazität des Blutes zu ändern d. h. den Grenzwert zu verschieben, gegen welchen die Dissoziationskurve des Oxyhämoglobins sich hinbewegt. Wird z. B. die Kapazität vermindert, so wird der im Blute noch vorhandene Sauerstoff unter höhere Spannung versetzt und die Versorgung der Gewebe mit Sauerstoff begünstigt. Daß solche Veränderungen in der Tat vorkommen, ist von Bohr (1892, Skand. Arch. 3, 101) und von Tobiesen (1895, ebenda 6, 273) nachgewiesen worden.

Die niedere Sauerstoffspannung in den Geweben und die gleichzeitig hohe Spannung der Kohlensäure weisen mit aller Deutlichkeit darauf

hin, daß dort Oxydationen stattfinden. Dagegen liegt in den genannten Erfahrungen noch keine Entscheidung der Frage, ob die Verbrennung ausschließlich in den Geweben oder zum Teil auch in der Lunge vor sich geht.

Bohr und Henriques haben versucht, hier Aufklärung zu schaffen, indem sie die Gewebsatmung im Gebiete des ganzen großen Kreislaufes verglichen mit dem gleichzeitig gemessenen Gaswechsel der Lunge (A. de P. 1897, Avril, Juillet et Octobre). Auf die Technik der letzteren Bestimmung wird unten genauer eingegangen werden. Es genügt hier zu sagen, daß für Ein- wie Ausatmungsluft das Volum und die prozentische Zusammensetzung ermittelt wurde, womit der ganze durch die Lungen stattfindende Gaswechsel des Tieres während der Beobachtungszeit bekannt ist. Neben diesen Bestimmungen ging einher die Messung der Volumgeschwindigkeit des großen Kreislaufes und der Differenz im Gasgehalte zwischen arteriellem und venösem Blute. Aus letzteren Daten ergibt sich der Umfang der inneren Gewebsatmung. Sind die Ergebnisse der beiden Bestimmungsreihen im Einklang, so ist damit bewiesen, daß in der Lunge nur jene Gase ausgeschieden werden, die das venöse Blut zuführt. Ist der Gaswechsel in der Lunge aber größer als die gleichzeitige Gewebsatmung, so müssen auch noch in der Lunge Verbrennungen stattfinden.

Die Versuche von Bohr und Henriques zeigen deutlich, daß letzteres im allgemeinen der Fall ist, zugleich lehren sie aber auch, daß das Verhältnis zwischen der Verbrennung in den Geweben und der in der Lunge sehr großem Wechsel unterliegt, nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch in rasch aufeinander folgenden Perioden an demselben Tier. Der Betrag, mit dem die Lunge an dem gesamten Oxydationsprozeß beteiligt ist, schwankt zwischen 0 und 66 % und dabei nehmen die Sauerstoffzehrung und die Kohlensäurebildung nicht immer in demselben Maße zu, so daß also auch das Verhältnis (der sog. respiratorische Quotient) für die Gewebe und das Blut verschieden sein kann.

Der Respirationsversuch.

Zur Messung des Gaswechsels der Lebewesen innerhalb bestimmter Zeiträume sind je nach der besonderen Versuchsaufgabe verschiedene Verfahrungsarten ausgearbeitet worden, die auf den Methoden der englischen und französischen Forscher des 17. und 18. Jahrhunderts fußen. Speck (Physiologie des menschl. Atmens, Leipzig 1892) hat die Luftleitung durch zwei Ventile gegabelt, die Einatmungsluft aus einem Gasometer entnommen und die Ausatmungsluft in einen zweiten eingeleitet, so daß deren Zusammensetzung später untersucht werden konnte. Zuntz im Verein mit seinen Mitarbeitern hat den

Apparat zur Untersuchung der Atmung bei sportlichen Leistungen tauglich gemacht. Der Ausatmungsstrom wird durch eine trockene Gasuhr geleitet, die auf dem Rücken getragen wird. Das Zeigerwerk der Gasuhr besorgt zugleich die stetige Entnahme proportionaler Luftmengen zur Analyse. (Höhenklima und Bergwanderungen, Berlin 1906, 163).

Langdauernde Versuche am Menschen und großen Tieren gestattet das von Pettenkofer eingeführte Verfahren (1862, Abhandl. Akad. München 9, 232). Das Versuchsindividuum befindet sich in einer geräumigen, ventilierten Kammer; die durchgesogenen Luftmengen werden gemessen. Ein bekannter Teil des Luftstroms wird durch ein Röhrensystem geleitet, in welchem der Wasserdampf und die Kohlensäure absorbiert werden. Die Sauerstoffbestimmung geschieht indirekt, wie bei der organischen Elementaranalyse. Das Verfahren kann, namentlich

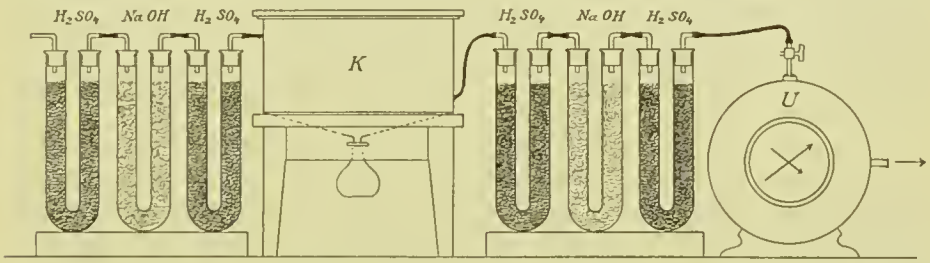


Fig. 31. Respirationsapparat nach Haldane und Gürber, 1893, J. of P. 15, 449.

in den Ausführungen für kleinere Tiere, wie sie von Voit (1875, Z. f. B. 11, 532) und Haldane (1892, Journ. of P. 13, 419) angegeben worden sind, sehr genaue Resultate geben. Nach demselben Prinzipe sind die Apparate von Tigerstedt und Sondén (1895, Skand. Arch. 6, 7) und von Atwater (1904, E. d. P. 3, I, 497) gebaut, die zu ausgedehnten Versuchsreihen über den menschlichen Stoffwechsel Verwendung gefunden haben. Unmittelbare und fortlaufende Bestimmung des verbrauchten Sauerstoffes ist möglich in dem Apparat von Regnault und Reiset (Ann. d. Ch. u. Pharm. 1863, Suppl.-Bd. 2, 1). Das Tier befindet sich in einem abgeschlossenen Raume, dessen Luft zirkuliert und durch Lauge von ihrer Kohlensäure befreit wird, während der verbrauchte Sauerstoff ergänzt wird. Auf die Ausführungen dieser Methode durch Hoppe-Seyler (1894, Z. phl. C. 19, 574), Krogh (1906, Sk. A. 18, 364) und Benedict (Carnegie Institution, Washington 1905) kann hier nicht eingegangen werden.

Die Fig. 31 stellt eine von Haldane und Gürber benutzte Modifikation des Apparates von Pettenkofer dar.

Das Tier, ein Kaninchen, befindet sich in einem luftdicht schließenden Kasten K, durch welchen ein ventilierender Luftstrom mittelst einer Wasserstrahlpumpe gesogen und von einer Gasuhr U gemessen wird. Das Tier gibt an den Luftstrom Wasser und Kohlensäure ab, deren Messung dadurch ermöglicht wird, daß die Luft von ihrem Eintritt in den Kasten von diesen beiden Gasen befreit wird. Zu diesem Ende wird sie zuerst durch ein Rohr geleitet, in dem sich mit Schwefelsäure getränkte Bimssteinstückchen befinden. Hier wird der Wasserdampf absorbiert. Die Luft geht sodann durch ein zweites, mit Natronkalk beschicktes Rohr, wobei sie ihre Kohlensäure abgibt, freilich auch etwas Wasser aus dem feuchten Natronkalk aufnimmt. Um auch dieses Wasser zu entfernen, passiert sie schließlich noch eine dritte Röhre, wie die erste mit Bimsstein und Schwefelsäure gefüllt. Die Luft tritt also trocken und kohlensäurefrei in den Kasten ein und verläßt denselben angewärmt, feucht und kohlensäurehaltig. Sie tritt dann durch eine der eben beschriebenen völlig gleiche Absorptionsvorrichtung, in der ihr der Wasserdampf und die Kohlensäure wieder entzogen werden. Aus der Gewichtszunahme der Absorptionsröhren erfährt man die abgegebenen Mengen der beiden Gase.

Bestände nun der Atmungsprozeß nur in der Abgabe von Wassergas und Kohlensäure, so müßte das Tier einen den abgegebenen Mengen dieser Gase gleichen Gewichtsverlust erleiden. In Wirklichkeit findet man indessen den Gewichtsverlust stets kleiner, aus dem einfachen Grunde, weil nebenher noch Sauerstoff aufgenommen wird, oder, wie man das auch ausdrücken kann, weil zu der abgegebenen Kohlensäure das Tier nur den Kohlenstoff geliefert hat, während der Sauerstoff (wenigstens zum größten Teil) aus der Atmosphäre stammt. Die Differenz zwischen den abgegebenen Gasmengen und dem Gewichtsverlust des Tieres ist daher gleich der Menge des aufgenommenen Sauerstoffes.

Mit dem in Fig. 31 abgebildeten Apparat ist schon vor Beginn der Vorlesung ein Versuch in Gang gesetzt worden. Derselbe wird nach einer Stunde unterbrochen und die Wägungen ergeben:

Abgegebener Wasserdampf . . .	1,83 g
Abgegebene Kohlensäure . . .	1,78 „
Summe der Ausgaben	3,61 g
Gewichtsverlust des Tieres . . .	2,3 „
Sauerstoffaufnahme	1,3 g

Man dividiert diese Zahlen durch das Gewicht des Tieres und erhält:

Kohlensäurebildung pro Kilo und Stunde	1,11 g
Sauerstoffzehrung „ „ „ „	0,81 „

Für diese Gewichts- und Zeiteinheit findet man gewöhnlich die von den verschiedenen Untersuchern gewonnenen Resultate angegeben.

so daß sie untereinander vergleichbar sind. So finden sich z. B. in den Versuchen von Regnault und Reiset für Kaninchen die Werte

Kohlensäurebildung pro Kilo und Stunde 0,68—1,4 g
Sauerstoffzehrung „ „ „ „ 0,73—1,1 g

Der Grund, warum diese Zahlen noch immer innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwanken, liegt darin, daß nicht die Körpermasse, sondern die Oberfläche die Größe des Gaswechsels in erster Linie bestimmt (s. oben S. 6). Ferner ist die Temperatur des Versuchsraumes und der Ernährungszustand des Tieres von Bedeutung, da durch ihn die Art und bis zu einem gewissen Grade auch die Menge der zersetzten Stoffe bestimmt wird (vgl. z. B. den Hungerstoffwechsel).

Über die Natur der zersetzten Stoffe erhält man Auskunft durch den respiratorischen Quotienten, worunter man versteht das Verhältnis des Volumens der ausgeatmeten Kohlensäure zum Volumen des aufgenommenen Sauerstoffes. Da 1 g Kohlensäure bei Normaldruck und Normaltemperatur das Volum 508,5 ccm besitzt und 1 g Sauerstoff das Volum 700 ccm, so muß man die gefundenen Gewichte mit diesen Faktoren multiplizieren und erhält

$$\frac{1{,}78 \cdot 508{,}5\ CO_2}{1{,}31 \cdot 700\ O_2} = \frac{905\ CO_2}{917\ O_2} = 0{,}987.$$

Dieser Wert, der nur wenig von 1 verschieden ist, läßt erkennen, daß das Tier vorwiegend Kohlehydrate zersetzt hat, für welche der R. Q. den Wert 1 hat. Kohlehydrate enthalten nämlich im Molekül soviel Sauerstoff als zur vollständigen Oxydation ihres Wasserstoffes nötig ist. So lautet z. B. für Stärke, deren Formel ein Vielfaches von $C_6H_{10}O_5$ ist, die Gleichung der vollständigen Oxydation

$$C_6H_{10}O_5 + 6\,O_2 = 6\,CO_2 + 5\,H_2O.$$

Es sind somit nur noch 6 Moleküle Sauerstoff erforderlich, um auch den Kohlenstoff vollständig zu oxydieren, wobei 6 Moleküle Kohlensäure entstehen. Nach der Avogadroschen Regel nimmt eine gleiche Zahl von Molekülen bei gleichem Druck und gleicher Temperatur denselben Raum ein; es ist also das Volum der gebildeten Kohlensäure gleich dem des verbrauchten Sauerstoffes oder der R. Q. = 1.

Würde der R. Q. den Wert 0,7 oder einen nahe stehenden Wert ergeben haben, so würde der Schluß berechtigt sein, daß ausschließlich oder vorwiegend Fett verbrannt worden ist, denn der R. Q. der Fette entspricht dieser Zahl. Liegt dagegen der Wert des R. Q. zwischen den genannten Grenzen, so läßt sich eine Aussage über die Natur der zersetzten Stoffe nicht machen, weil es unzählig viele Kombinationen von Kohlehydrat, Fett und Eiweiß gibt, welche bei ihrer Zersetzung alle denselben R. Q. liefern.

Wird aber gleichzeitig der ausgeschiedene Stickstoff bestimmt, woraus sich die Menge des zersetzten Eiweiß berechnen läßt, sowie die Menge des Sauerstoffes, die zur vollständigen Oxydation desselben erforderlich ist und die der dabei auftretenden Kohlensäure, so kann der verbleibende Rest der beiden Gase auf den Fett- und Kohlenhydratstoffwechsel bezogen und der auf die beiden Stoffe entfallende Anteil auf Grund des R. Q. nach einer Art Schwerpunktskonstruktion ermittelt werden. Unter dieser Voraussetzung gibt der R. Q. auch Auskunft über die aus den beiden Stoffen freiwerdenden Wärmemengen, da der Liter verbrauchten Sauerstoffes bei Verbrennung von Fett einem Wärmewert von 4,686, bei Verbrennung von Kohlehydraten dem Wert 5,047 entspricht (vgl. Zuntz, 1906, Höhenklima, Berlin, S. 96).

Wie man sieht, bedarf der Respirationsversuch nur einiger Ergänzungen, um ihn zum vollständigen Stoffwechselversuch zu erweitern. Diese Ergänzungen entsprechen auch dem historischen Entwickelungsgang der Physiologie des Stoffwechsels, die aus Untersuchungen über den Gaswechsel hervorgegangen ist. In einem späteren Abschnitt wird auf die einschlägigen Methoden näher eingegangen werden.

Die Spirometrie.

Zur Messung der Gasmenge, die durch einen einzigen Atemzug aufgenommen bezw. ausgestoßen wird, benützt man das Spirometer. Es besteht aus einer auf Wasser schwimmenden Glocke, deren Gewicht teils durch den Auftrieb, teils durch einen Schnurlauf mit Gegengewicht aufgehoben ist. Ein durch das Wasser hindurchgeführtes und im Innern der Glocke mündendes Rohr gestattet Luft in die Glocke einzuführen oder aus ihr abzusaugen. Die in der Glocke enthaltenen Luftmengen können an einem Maßstab mit Zeiger abgelesen werden.

Nimmt man das äußere Ende des Spirometerrohres in den Mund und atmet bei geschlossener Nase gegen das Spirometer aus und ein, so schwankt die Glocke auf und ab, indem die der gewöhnlichen Atmung entsprechenden Luftvolumina der Spirometerluft abwechselnd entnommen und wieder zugefügt werden. Die Größe der Atemzüge kann an der Skala abgelesen, oder wenn das Spirometer mit einer Schreibvorrichtung versehen ist, an der Kurve abgelesen werden. Eine Bewegung der Glocke nach oben entspricht einer Exspiration oder, was dasselbe ist, einem Höherrücken des Zwerchfells, Bewegung der Glocke nach unten der Inspiration.

Geht man zu tieferen Atemzügen über, so kann eine das gewöhnliche Atemvolum weit übersteigende Luftmenge in das Spirometer exspiriert oder auch aus ihm aspiriert werden. Die gewöhnliche Atmung

findet also in einer Mittellage der Lunge statt. Die Luftmenge, die von dieser Mittellage ausgehend ausgestoßen werden kann, heißt die Vorratsluft, die bei möglichst tiefer Einatmung noch aufnehmbare Ergänzungsluft. Beide betragen rund je 2 l. Die gewöhnliche Atmung umfaßt nur etwa 0,5 l. Sie ist also recht klein im Verhältnis zu den Luftmengen, die aufgenommen werden können, wenn man von der äußersten Exspirationsstellung ausgehend eine möglichst tiefe Inspiration ausführt. Dieses Luftvolumen von etwa 4 l wird als Vitalkapazität bezeichnet.

Ist die Lunge, soweit möglich, exspiratorisch entleert, so ist sie noch immer lufthaltig, wie aus dem lauten Lungenschall beim Beklopfen hervorgeht. Die noch vorhandene rückständige oder Restluft läßt sich nach dem von Davy eingeführten Verfahren durch Mischung mit einem bekannten Volum eines indifferenten fremden Gases bestimmen aus der Abnahme der Konzentration dieses Gases. (Berenstein, 1891, A. g. P. 50, 363; Durig, 1903, Zb. f. P. 17, 258; Bohr, 1907, D. Arch. f. kl. M. 88, 400). Die Menge der Restluft ergibt sich dabei, zu etwa 1 l. Die größte Luftmenge, welche die Lunge nach tiefster Einatmung enthält, die Totalkapazität, beziffert sich demnach auf 5 l. In der Mittellage ist ihr Luftgehalt, die Mittelkapazität, etwa 3 l.

Die individuellen Schwankungen sind recht groß, namentlich wenn man auch noch pathologische Abweichungen in Betracht zieht. Physiologisch wichtig sind die Änderungen, welche die einzelnen Volumina unter bestimmten Umständen erleiden. Die Körperlage hat insofern Einfluß als im Liegen sowohl die Vitalkapazität wie die Mittelkapazität abnimmt. Erstere Änderung tritt sofort ein und hängt wohl mit der beim Liegen stattfindenden Erschwerung ausgiebiger Atembewegungen zusammen. Die Änderung der Mittelkapazität erfolgt dagegen allmählich, vielleicht veranlaßt, wenn auch zeitlich nicht zusammenfallend, mit dem Sinken des Gaswechsels im Liegen. Intensive Muskelarbeit vergrößert die Totalkapazität und die Mittelkapazität, während die Vitalkapazität konstant bleibt oder sogar abnehmen kann (Bohr a. a. O.; Hasselbalch, 1908, ebenda 93, 64). Letzteres ist durch die Beschränkung der Exspiration bedingt, die man auch ohne Apparate leicht an sich konstatieren kann. Im ganzen geschieht also die Atmung bei Anstrengung, von ihrer Vertiefung abgesehen, bei einer größeren mittleren Entfaltung der Lunge, d. h. unter Vergrößerung der respiratorischen Lungenoberfläche. Ähnlich geschieht die Atmung in sauerstoffarmer Luft (Bohr a. a. O.). Es liegen hier unwillkürliche Modifikationen der Atembewegung vor, die auf nervöse Regulationen hindeuten.

Die Tiefe der Atemzüge hat sehr großen Einfluß auf den Grad der Ventilation oder der Lufterneuerung in der Lunge. Bei gewöhnlicher

ruhiger Atmung und einer Mittelkapazität von 3 l stellt die inspiratorisch aufgenommene Luftmenge von 0,5 l nur etwa $^1/_6$ des vorhandenen Luftraumes dar. Berücksichtigt man, daß die Luftmenge von ungefähr 140 ccm, welche die Luftwege (Nase, Rachen, Kehlkopf, Bronchien) erfüllt für den Gasaustausch nicht in Frage kommt, vielmehr von Erwärmung und Befeuchtung abgesehen, unverändert wieder ausgestoßen wird, so dienen nur 360 ccm oder etwa $^1/_{10}$ zur Erneuerung. Wird dagegen die ganze Vitalkapazität ausgenützt (wobei der schädliche Raum vernachlässigt werden darf), so sind am Ende der Inspiration 5 l Luft in der Lunge, wovon 4 neu aufgenommen sind.

Der Druck in der Lunge und in ihrer Umgebung.

Die Luftbewegungen bei der Ein- und Ausatmung werden veranlaßt durch Druckunterschiede zwischen Lungenraum und äußerer Luft; bei der Einatmung herrscht Unterdruck, bei der Ausatmung Überdruck in der Lunge. Bei der inspiratorischen Entfaltung muß die Lunge, wie jede in Luft sich bewegende Fläche, einen Raum verdünnter Luft hinter sich lassen. Der Grad der Verdünnung ist von der Geschwindigkeit der Bewegung abhängig, außerdem von der Enge der Luftwege, durch welche die Druckunterschiede sich ausgleichen. Alle Druckunterschiede verschwinden, sobald die Lunge in irgend einer Stellung verharrt. Bei gewöhnlicher ruhiger Atmung sind die Druckschwankungen gering und betragen nur wenige mm Quecksilber. Werden Atembewegungen bei stark verengten oder geschlossenen Luftwegen ausgeführt (Pressen, Husten, Blasen, Saugen), so können Unterdrücke von $^1/_{10}$ Atmosphäre und Überdrücke von nahezu $^1/_3$ Atmosphäre erzeugt werden.

In dem von den Lungen nicht erfüllten Teile des Brustraumes herrschen im allgemeinen dieselben Drücke wie im Innern der Lunge, doch stets vermindert um einen Betrag, der von der Spannung des Lungengewebes abhängt. Die Spannung ist am geringsten in der äußersten Exspirationsstellung und wächst mit zunehmender Inspirationsstellung. Der Zug oder der Saugdruck, den die Lunge auf ihre Umgebung ausübt, beträgt im ersten Falle etwa 5 mm Hg, in äußerster Inspirationsstellung 30—35 mm. Bei ruhiger Inspiration ist der Saugdruck oder, wie er gewöhnlich genannt wird, der negative Druck wesentlich kleiner.

Von den Organen der Brusthöhle werden namentlich das Herz und die großen Gefäße, sowie der Ductus thoracicus von dieser Saugwirkung betroffen. Für den Blutstrom in den großen Arterien ist sie ohne praktische Bedeutung. In den Venen dagegen wird die Bewegung des Blutes nach dem rechten Herzen durch die Saugwirkung der Lunge

erheblich begünstigt, insbesondere während der Inspiration. Die bessere Füllung des rechten Herzens muß dann schließlich auch im linken sich fühlbar machen, und die Betrachtung der Blutdruckkurve zeigt in der Tat, daß namentlich bei seltenen Atemzügen und raschem Puls, ein allmähliches Ansteigen des arteriellen Blutdruckes, während der Inspiration und ein entsprechendes Sinken während der Exspiration stattfindet. Die inspiratorische Entfaltung der Lunge wirkt ferner begünstigend auf den Durchtritt des Blutes durch die Lungengefäße, indem sie dieselben erweitert (vgl. Tigerstedt, 1893, Physiol. des Kreislaufs, Leipzig, S. 453). Hierdurch werden die vorstehend erwähnten respiratorischen Schwankungen des Blutdrucks noch gesteigert. Die Tatsache ist auch von Bedeutung für das Verständnis der Vergrößerung der Mittelkapazität und überhaupt der stärkeren Entfaltung der Lunge bei der Anstrengung s. o.

Die Atembewegungen.

Die Änderungen in der Kapazität des Brustraumes und damit der Lungen geschehen durch Muskeln, welche nach ihrer Wirkung in Inspirations- und Exspirationsmuskeln unterschieden werden. Ein Inspirationsmuskel, das Zwerchfell, bildet die untere Begrenzung des Brustraumes. Er stellt ein gegen den Kopf konvexes Gewölbe dar, auf dessen sehniger Kuppel (Centrum tendineum) das Herz ruht. Bei schwachen Kontraktionen des Zwerchfells nimmt nur die Krümmung der vom Centrum tendineum ausstrahlenden Muskelbündel ab, wobei sich die Schenkel des Gewölbes von der Wirbelsäule und den Rippen ablösen, denen sie in der Ruhe in weitem Umfange anliegen. Dadurch entstehen an der unteren Begrenzung der Brusthöhle keilförmige Räume, in welche die Lunge einrückt. Bei starken Kontraktionen des Zwerchfells steigt aber auch dessen Kuppel herab, wie bei der Durchleuchtung mit Röntgenstrahlen beobachtet werden kann. Eine weitere Folge der Bewegung des Zwerchfells ist eine Verdrängung der Baucheingeweide nach abwärts und eine Drucksteigerung im Abdomen. Bei starken Zusammenziehungen des Zwerchfells findet ferner eine Einziehung der Rippenränder statt.

Die Vergrößerung des Brustraumes nach der sagittalen und transversalen Richtung kann nur unter gegenseitiger Verlagerung der knöchernen und knorpeligen Teile des Brustkorbes stattfinden, wobei diese Teile und die sie verbindenden Bänder Deformationen und Spannungen erfahren. Hierdurch, bei aufrechter Körperstellung auch durch die Schwere, wird die Zurückführung des Brustkorbes in die Exspirationsstellung unterstützt.

Die Formänderung des Brustkorbes bei der Inspiration besteht

im wesentlichen aus einer Hebung der Rippen und des Brustbeins, derart, daß die ersteren mit der Wirbelsäule weniger spitze Winkel einschließen. Die Exkursionen können, infolge der geringen Beweglichkeit der Wirbelrippengelenke, in Winkelgraden gemessen, nur gering sein; dagegen sind die Bogenlängen, welche von den vorderen Enden, namentlich der langen Rippen, durchlaufen werden, gar nicht unbeträchtlich.

Denkt man sich bei aufrechter Körperstellung eine Reihe von Horizontalschnitten durch die Brusthöhle gelegt, so werden dieselben, bei der inspiratorischen Rippenhebung sämtlich größer und zwar nicht nur im Tiefen-, sondern auch im Breitendurchmesser. Es hängt dies damit zusammen, daß die vom Köpfchen zum Höcker jeder Rippe gezogene Drehungsachse nicht quer, sondern schräg gerichtet ist und die Achsen zweier symmetrischer Rippen aufeinander nahezu senkrecht stehen. Fig. 32 zeigt die Projektionen eines Rippenpaares in Exspirations- und Inspirationsstellung auf eine Horizontalebene.

Fig. 32. Projektion eines Rippenpaares nebst Verbindungsstücken auf eine Horizontalebene. Die Exspirationsstellung ist schwarz.

Die Inspirationsbewegung der Rippen wird bei gewöhnlicher Atmung hervorgebracht durch die MM. scaleni, Serrati posteriores superiores, sowie durch die Intercostales externi. Bei angestrengter Einatmung treten außerdem Muskeln in Tätigkeit, die von dem Kopf und Schultergürtel nach dem Brustbein und Rippen ziehen, wobei natürlich die Feststellung ihrer Ursprungsorte in bezug auf die Wirbelsäule vorausgesetzt werden muß.

Es ist oben ausgeführt worden, daß die Exspiration schon in rein passiver Weise möglich ist. Treten dazu noch Exspirationsmuskeln in Tätigkeit, so liegt ihre Wirkung darin, daß sie den Umfang und die Geschwindigkeit der passiven Exspiration verändern, überhaupt deren Ablauf in mannigfaltiger Weise modifizieren. Ob es rein passive Exspirationen gibt, ist nicht sicher bekannt; bei Tieren scheinen die MM. intercostales interni bei der Exspiration stets tätig zu sein (R. Fick, A. f. A. 1897, 75; Bergendal und Bergmann, 1897, Sk. Arch. 7, 178). Daß bei der Exspiration gegen Widerstände, wie beim Sprechen, Schreien, Singen, beim Blasen von Instrumenten usw. die Bauchmuskeln die Exspiration sehr mächtig unterstützen können, indem sie die Baucheingeweide und mit ihnen das Zwerchfell gegen die Brusthöhle empor treiben, lehrt die tägliche Erfahrung.

Die Wirkung der Interkostalmuskeln ergibt sich aus dem zum Rippenkörper schrägen Verlauf der Fasern. Die auf zwei benachbarten

Rippen wirkenden Kräfte einer Faser sind gleich in ihrer Größe aber ungleich in ihren Hebelarmen. Die Faser hat daher für die beiden Rippen verschiedene Drehungsmomente. So ist z. B. das nach oben gerichtete Drehungsmoment, welches eine Faser des Intercostalis externus auf die untere Rippe eines Paares ausübt, größer als das nach unten gerichtete ihres Ansatzes an der oberen Rippe. Entgegengesetzte Bewegungen der beiden Rippen sind durch ihre Verbindung ausgeschlossen. Also kann nur eine Bewegung der sternalen Enden nach oben folgen, wenn man die Wirbelsäule festgestellt denkt.

Die Nerven der Atemmuskeln und das Atemzentrum.

Die an der Atmung beteiligten Muskeln erhalten ihre zentrifugalen oder motorischen Nerven aus dem Hals- und Brustmark, einige derselben auch aus der Oblongata. So zeigt z. B. die Beobachtung des Kehlkopfes an manchen Menschen eine im Rhythmus der Atmung stattfindende abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Glottis. Da ein gelähmtes Stimmband diese Bewegungen nicht mehr ausführt, so handelt es sich hier nicht um eine passive, sondern um eine aktive Bewegung, d. h. um die Teilnahme des Nervus laryngeus inferior, eines Astes des Vagus, an der Atmungsinnervation. Bei Atemnot treten Gesichtsmuskeln in die rhythmische Atemtätigkeit ein, also Muskeln aus dem Innervationsgebiet des N. facialis. Beim Kaninchen, dessen Schnauze regelmäßig mitatmet, ist der N. facialis stets an der Atmung beteiligt.

Es muß demnach bei jeder In- bezw. Exspiration eine Reihe von zentrifugalen Neuronen in Erregung geraten, die über eine beträchtliche Länge des Rückenmarks verteilt sind, und diese Tätigkeit muß eine streng geregelte sein, so daß die antagonistischen Muskeln sich nicht gegenseitig stören. Es entsteht somit die Frage, ob die fraglichen Erregungen in allen beteiligten Neuronen autochthon entstehen, oder ob die Anregung von anderen Stellen ausgeht. Diese Frage läßt sich am besten in der Weise entscheiden, daß man die Ursprungsgebiete einzelner Nerven von den übrigen abtrennt. Setzen sie dann ihre Tätigkeit noch fort, so ist ihre selbständige Beteiligung erwiesen.

Führt man diesen Versuch aus, so bemerkt man, daß eine Durchtrennung des Zentralnervensystems nur dann ohne Einfluß auf die Atmung bleibt, wenn der trennende Schnitt entweder über oder unter der Kerne von Nervenursprüngen bleibt, die für Innervation der Atemmuskeln in Frage kommen. Schneidet man z. B. das verlängerte Mark von der Brücke ab, so wird man als unmittelbare Folge wohl eine Unregelmäßigkeit der Atmung bemerken, in kurzer Zeit gleichen sich jedoch

die Folgen des Eingriffs wieder aus, und die Atmung kehrt in voller Regelmäßigkeit zurück. Ebensowenig stören Schnitte durch das Lendenmark die Atmung. Sobald man aber den Schnitt in das Brustmark verlegt, werden alle unterhalb des Schnittes entspringenden Nervenfasern ihre Atemtätigkeit einstellen und legt man den Schnitt höher hinauf, schließlich gar an die Grenze von Hals- und Kopfmark, so werden außer den durch die Hirnnerven innervierten Muskeln überhaupt keine mehr an der Atemtätigkeit Anteil nehmen. Damit ist bewiesen, daß der Anstoß zu den Atmungserregungen von dem Rautenhirn ausgeht. Die fragliche Stelle muß sogar ziemlich tief im Rautenhirn, nahe seiner Verbindung mit dem Rückenmark liegen. Denn trennt man durch einen Schnitt den Kern des N. facialis von dem des Vagus, so wird nur die Atemtätigkeit des ersteren aufgehoben, während die des Vagus und der übrigen Nerven erhalten bleibt.

Offenbar muß es durch eine systematische Schnittführung gelingen, die Lage dieses führenden Organs, welches den Namen Atemzentrum erhalten hat, genauer zu bestimmen, und derartige Versuche haben gelehrt, daß es in der Gegend der Kerne des N. vagus gelegen ist, daß es aber nicht mit diesen identisch ist. Nach Gad und Marinescu (A. f. P. 1893, 175) ist dasselbe in dem Gebiet der Formatio reticularis zu suchen und besitzt zu beiden Seiten der Mittellinie eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung. Da aus der Formatio reticularis zahlreiche Bahnen in das Rückenmark hinabsteigen, so würde sich die regulatorische Wirkung eines solchen Organs anatomisch verstehen lassen.

Durch die Zerstörung des Atemzentrums werden die Atembewegungen dauernd aufgehoben; der Warmblüter kann dann nur noch durch künstliche Respiration am Leben erhalten werden. Wird dieselbe unterbrochen, so treten Muskelkrämpfe, sog. Erstickungskrämpfe auf, die den Anschein von Atembewegungen erwecken können. Es ist daher von manchen Forschern die Möglichkeit einer spinalen Regulation der Atembewegungen offen gelassen worden. Doch wird man zugeben müssen, daß sichere Beweise hierfür fehlen. Vgl. Porter, 1895, J. of P. **17**, 455.

Die Erregungen, welche das Atemzentrum auf dem Wege zerebrofugaler Fasern der Seitenstränge nach den ventralen Säulen der grauen Substanz schickt, steigern den Tonus der dort befindlichen motorischen Nervenzellen oder hemmen ihn (Reziproke Innervation der antagonistischen Muskelsysteme). Die Kontraktionen der Atemmuskeln sind tetanischer Natur (Dittler, 1909, A. g. P. **130**, 3).

Die rhythmische Tätigkeit des Atemzentrums ist in hohem Grade abhängig von den an seinem Orte herrschenden chemischen und physikalischen Bedingungen. Erhöhung der Temperatur macht die Atem-

bewegungen häufiger und flacher, ein Zustand, der als Tachypnoe bezeichnet wird. Sehr empfindlich ist ferner das Atemzentrum für Änderungen in der Zusammensetzung des Blutes, insbesondere für solche der Kohlensäurespannung. Bei Untersuchung der Alveolarluft fand Haldane im Verein mit Priestley und Poulton (1905 und 1908, J. of P. 32, 225; 37, 390), daß bei ruhiger Atmung (Eupnoe) die Kohlensäurespannung trotz wechselnder Versuchsbedingungen auf einen Wert eingestellt bleibt, der für jede Versuchsperson annähernd konstant, für verschiedene Personen in nicht unerheblichem Maße schwankend ist. Schon eine geringe Erhöhung der Kohlensäurespannung (um 0,2% einer Atmosphäre) genügt, um vertiefte Atmung (Dyspnoe) herbeizuführen. Wird während einiger Zeit die Atmung willkürlich vertieft, so sinkt die Kohlensäurespannung der Lungenluft und des Blutes auf sehr niedrige Werte, was zur Folge hat, daß die Impulse zur Atmung längere Zeit völlig aufhören (Apnoe). Sinken der Sauerstoffspannung im Blute scheint auf das Atemzentrum nicht direkt zu wirken, sondern durch einen abnormalen Ablauf des Stoffwechsels, dessen saure Produkte die Spannung der Kohlensäure erhöhen. In diesem Sinne sind wahrscheinlich auch die Erfahrungen von Geppert und Zuntz zu erklären, welche an arbeitenden Tieren Dyspnoe eintreten sahen, ohne daß der Gasgehalt des Blutes wesentlich verändert gefunden wurde. (1886, 1888, 1895, A. g. P. 38, 337; 42, 189; 62, 295.)

Der Angriffspunkt der Atemreize liegt im Atemzentrum selbst und nicht in irgend einem peripheren Organ. Dafür sprechen die Versuche von Rosenthal (1865, A. f. P. 191), der das Rautenhirn möglichst abgetrennt hat von den zuleitenden nervösen Bahnen, und die von Fredericq (1887, Bull. acad. Belg., 3 XIII, 417; A. f. P., 1883, Suppl. 51), der die Blutbeschaffenheit und die Temperatur nur im Gehirn veränderte und hierdurch die Atmung in der erwarteten Weise modifizieren konnte. (Man vgl. hierzu auch Stewart und Pike, 1907, Am. J. of P. 19, 328).

Die automatische Tätigkeit des Atemzentrums, wird durch Erregung von Nerven vielfach umgestaltet. Jeder zentripetale Nerv ist mehr oder weniger imstande auf die Atmung einzuwirken. Das Gehirn kann die Atmung tiefgehend verändern. Sprechen, Singen, Schreien, Husten, Niesen, Schluchzen sind modifizierte Atembewegungen. Es ist bekannt, daß sich der Rhythmus der Atembewegungen willkürlich vertiefen oder verflachen, beschleunigen oder verlangsamen, ja selbst ganz aufheben läßt; letzteres indessen immer nur für kurze Zeit.

Reizung zentripetaler Nerven führt zu sehr verschiedenartigen Störungen der Atmung. Eine häufige Erscheinung sind vorübergehende Atemstillstände, so bei schmerzhaften Reizungen, bei kalten Über-

gießungen, Eintauchen größerer Körperflächen in Wasser u. a. m. Sehr konstant und charakteristisch ist der Atemstillstand, der durch Reizung der Nasenäste des Trigeminus herbeigeführt werden kann (Hering und Kratschmer, 1870, Wiener Akad. Ber. 62, 147, Tappeiner, 1896, A. e. P. 37, 325). Derselbe ist begleitet von Herzstillstand, wie bereits S. 82 erwähnt wurde.

Besonders mächtige Einflüsse werden vom N. vagus auf das Atemzentrum ausgeübt. Durchschneidung oder besser Durchfrierung beider Vagi (Gad, A. f. P. 1880, 1) macht die Atmung langsam und tief, gleichsam mühsam. Überlebt ein Warmblüter die doppelseitige Durchschneidung, wie das neuerdings den Bemühungen Pawlows gelungen ist, so stellen sich normale Atemfrequenzen selbst nach Monaten nicht wieder her. (Katschkowsky, 1901, A. g. P. 84, 6).

Man faßt daher diese Änderung auf als bedingt durch den Ausfall zentripetaler Impulse, die beständig in der Vagusbahn nach dem Atemzentrum gelangen. Die Annahme wird wahrscheinlich durch die Ergebnisse der Vagusreizung, besonders aber durch die sogleich zu erwähnenden regulierenden Funktionen des Vagus. Reizt man den zentralen Stumpf eines durchschnittenen Vagus, so sind die Ergebnisse sehr mannigfaltig und schwer vorauszusagen. Doch tritt in vielen Fällen Beschleunigung der Atmung auf (vgl. Boruttau, 1895 u. 1897, A. g. P. 61, 39; 65, 26). Viel wichtiger als die Erfolge künstlicher Reize sind die von Hering und Breuer (1868, Wien. Ber. 58, 909) aufgedeckten Funktionen des unversehrten Nerven. Sie fanden, daß künstliche Entfaltung (Aufblasen) der Lunge sofort eine Exspirationsbewegung mit langer Pause, Kollaps der Lunge dagegen exzessive Inspiration hervorruft. Durchschneidung der Vagi hebt diese Reflexe völlig auf. Alcock und Seemann (1905, A. g. P. 108, 426) beobachteten am durchschnittenen Vagus Schwankungen des Demarkationsstromes, die mit den Atembewegungen zeitlich zusammenfielen und zu im wesentlichen gleichem Ergebnis kam in letzter Zeit Einthoven (1908, ebenda 124, 246). Es ist daher die Annahme gerechtfertigt, daß im Vagus zwei Arten von Fasern vorhanden sind, von denen die eine durch Lungendehnung, die andere durch Lungenkollaps erregt wird. Diese Fasern verhindern unzweckmäßige Exkursionen der Atembewegungen.

Veränderte Atembewegungen sind die Reflexe, welche von gewissen Stellen der Schleimhaut der Luftwege ausgelöst werden können. Bei leichter mechanischer Reizung der Nasenschleimhaut erfolgt Niesen, bei Reizung des Kehlkopfes oder tieferer Teile Husten. Beide sind Abwehrvorrichtungen gegen das Eindringen von Fremdkörpern.

Zu den Schutzvorrichtungen der Lunge gehören die Einrichtungen zur Vorwärmung und Befeuchtung der Luft, die einerseits in einer reichlichen Blutzufuhr zu den Schleimhäuten der Atmungswege und andererseits in einer fortwährenden Absonderung von Schleim bestehen. Auf diese Weise wird es erklärlich, daß die Luft schon nahezu auf Körpertemperatur erwärmt und mit Wasser fast gesättigt in die Luftröhre gelangt, wodurch die Gefahr einer Austrocknung der zarten Teile des Lungengewebes selbst bei tiefster und raschester Atmung vermieden ist. Daß Körperwärme und Wassersättigung der Luft sehr bald erreicht werden, ergibt sich aus Versuchen, in denen Luft durch die eine Nasenöffnung ein- und durch die andere wieder ausgesogen wird. Nach dieser Passage durch beide Nasenhöhlen erscheint die Luft auf über 30° erwärmt und nahezu gesättigt mit Wasserdampf wieder (R. Kayser, 1887, A. g. P. 41, 127).

Eine weitere Eigentümlichkeit der Luftwege in den Lungen ist ihr Reichtum an glatten Muskelzellen, die unter der Herrschaft des N. vagus stehen. Ihre Bedeutung ist noch dunkel (vgl. Einthoven, 1892, A. g. P. 51, 367; Brodie und Dixon, 1903, J. of P. 19, 97).

Endlich ist hier zu erwähnen der Transport des in den Luftwegen gebildeten Schleimes und der auf ihn niederfallenden Staubteilchen durch die Flimmerbewegung der Epithelien. Dieselbe befördert den Inhalt der Luftwege aus der Lunge gegen den Kehlkopf, aus der Nasenhöhle gegen den Schlund.

Eine andere Form des Transportes findet statt, wenn feste Teilchen so tief in die Lunge geraten, daß sie die untere Grenze des Flimmerepithels überschreiten. Solche Körper werden, wenn transportabel, durch die Lymphgefäße aufgenommen, wobei voraussichtlich die Lymphzellen eine Rolle spielen. Auf diesem Wege gelangen sie schließlich in die Lymphdrüsen der Lungenwurzel, wo sie sich, wenn in größerer Menge vorhanden, schon durch die eigentümliche Färbung dieser Drüsen verraten (vgl. die sog. Kohlen-, Eisen-, Steinlungen etc.).

Sechster Teil.

Verdauung.

Das Kauen, Einspeicheln und Schlucken.

Der Respirationsversuch, der sich auf die Untersuchung der Gase des Stoffwechsels beschränkt, kann natürlich nichts aussagen über die Produkte, welche die Brücke schlagen zwischen den Bestandteilen der Zellen auf der einen Seite, der Kohlensäure und dem Wasser auf der anderen Seite. Ebensowenig erfährt man aus ihm etwas über die Zwischenstufen, die beim Aufbau der Zellbestandteile aus den Substanzen der Säfte des Körpers durchlaufen werden müssen. Die chemische Untersuchung des Blutes und der Lymphe auf solche Zwischenprodukte hat bisher nur eine spärliche Ausbeute ergeben.

Dagegen hat die Untersuchung der Verdauungsvorgänge eine große Zahl höchst wichtiger Einblicke gewährt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß sich bei der Verdauung und der sich daran schließenden Aufnahme der Nahrungsstoffe in die Körpersäfte viele der Vorgänge in großem Maßstabe wiederholen, die sich im kleinen bei dem Stoffwechsel der einzelnen Zellen abspielen. Anderseits besitzt aber auch der Verdauungsapparat eine Reihe von Einrichtungen, die dem Massenbetrieb seiner chemischen Aufgaben angepaßt sind und für welche sich in dem Stoffwechsel kein Analogon nachweisen läßt.

Die Verdauung beginnt mit der Einführung der Nahrung in den Mund, die bei Flüssigkeiten durch Saugen oder Trinken, gegebenenfalls durch Eingießen, bei fester Nahrung durch Einführen mit der Hand oder mit Eßwerkzeugen geschieht.

Im ersten Lebensjahr ist der Mensch auf flüssige Kost angewiesen, die er durch Saugen gewinnt. Die Lippen und zahnlosen Kieferränder

umschließen die mütterliche Brustwarze und durch die Bewegung der Zunge, bei welcher sie nach Art eines Spritzenstempels zurückgezogen und zugleich löffelartig ausgehöhlt wird, entsteht Raum für die einströmende Milch. Die treibende Kraft ist gegeben durch die Druckdifferenz zwischen Brustdrüse und Mundhöhle. Während des Saugens geht die Atmung durch die Nase ungestört fort; sie wird nur für die Dauer des Schluckaktes unterbrochen.

Beim Trinken findet eine andere Form des Saugens, das sog. Schlürfen statt. Hierbei ist die Nase durch das Gaumensegel geschlossen, die Lippen tauchen unter den Flüssigkeitsspiegel und durch eine kurze Inspirationsbewegung wird die Mundhöhle gefüllt. Es folgt Abschluß der Mundhöhle nach vorne und Schlucken.

Das Kauen. Feste Nahrung unterliegt zunächst einem Zerkleinerungsprozeß durch die Zähne, die je nach ihrer Form und dem Zusammenwirken der beiden Zahnreihen bald zerschneidend nach Art von Zangen oder Scheren, bald mahlend, wirken. Erstere Art der Zerkleinerung ist charakteristisch für den Fleischfresser. Sie prägt sich aus nicht nur in der Form und Stellung der Zähne, sondern auch in der Beschaffenheit der Kiefergelenke, die sich der Gestalt reiner Scharniergelenke nähern. Im Gegensatz dazu ist das Gebiß des Pflanzenfressers ein vorwiegend mahlendes, die Zähne haben breite aufeinander schleifende Flächen und die Kiefergelenke gestatten nicht nur Drehungen, sondern auch Parallelverschiebungen. Beim Menschen stehen Gebiß und Form des Kiefergelenks ungefähr in der Mitte zwischen den genannten beiden Extremen.

Die Bewegung der Kiefer erfolgt durch die Kaumuskeln, doch spielen bei dem Kaugeschäft auch die Muskeln der Zunge, der Lippen und Wangen eine wichtige Rolle, da sie die zu zerkleinernden Substanzen zwischen die Zähne schieben. Von den Kaumuskeln haben der Masseter und der innere Flügelmuskel, sowie die vorderen Faserursprünge des Temporalis eine mehr oder weniger rein anziehende Wirkung. Der äußere Flügelmuskel zieht dagegen seinen Kieferast nach innen und vorne, die hinteren Fasern des Temporalis ziehen nach rückwärts. Die an dem Kaugeschäft beteiligten zentrifugalen Nerven sind der Trigeminus, Fazialis und Hypoglossus.

Bei geschlossenem Munde stehen die Schleimhautflächen der Lippen, Wangen und Kiefer, des Gaumens und der Zunge unter sich und mit den Zahnreihen in Berührung, so daß nur ein mit Speichel erfüllter Raum zwischen ihnen bleibt. Diese kapillare Flüssigkeitsschicht ist imstande bei aufrechter Haltung des Kopfes den Unterkiefer zu tragen, so daß hierzu eine Tätigkeit der Kaumuskeln nicht erforderlich ist.

Die Speichelabsonderung.

Während des Kauens wird die Nahrung durchtränkt mit dem Speichel, einer Absonderung der zahlreichen Drüsen, die sich in die Mundhöhle öffnen. Der Speichel ist die wässerigste, d. h. stoffärmste Abscheidung des Körpers. Er enthält 0,5 bis 1,0 % Trockensubstanz, von welcher ungefähr die Hälfte aus organischen Bestandteilen, die andere Hälfte aus Salzen besteht. Trotz der geringen Konzentration ist der gemischte Mundspeichel weit weniger beweglich als reines Wasser; er nimmt leicht eine klumpige, fadenziehende Beschaffenheit an, die sich beim Eindicken zur Klebrigkeit steigert. Diese Eigenschaften verdankt der Speichel seinem Gehalt an Muzin oder Schleimstoff, einem Eiweißkörper saurer Natur, der mit Alkalien in Wasser lösliche oder doch stark quellende, beim Erhitzen nicht koagulierende Salze bildet. Ferner enthält der Speichel stets kleine Mengen von koagulierbarem Eiweiß, an Salzen neben Chlornatrium hauptsächlich die Karbonate des Natriums und Kalziums. In Berührung mit der Luft, wobei Kohlensäure abdunstet, pflegt der Speichel neutrales Kalziumkarbonat (Zahnstein) ausfallen zu lassen.

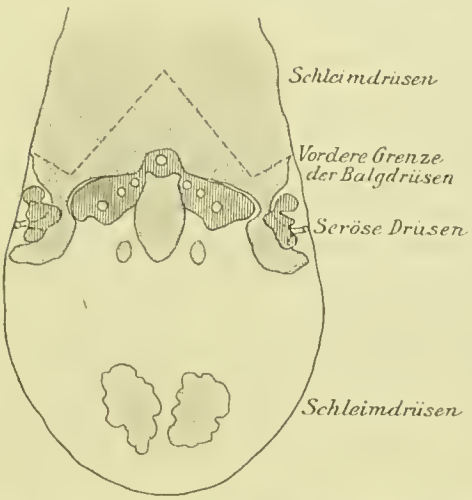


Fig. 33. Verteilung der serösen Drüsen (schraffierte Felder) und der Schleimdrüsen (punktierte Felder) über die Oberfläche der menschlichen Zunge. Nach Oppel, Lehrbuch 1900, III, Taf. II. Fig. 19.

Untersucht man die Absonderung einzelner Speicheldrüsen, was natürlich nur an den großen Drüsen mit sondierbarem Ausführungsgang geschehen kann, so findet man sie nicht übereinstimmend. Es gibt Drüsen mit schleimigem, andere mit dünnflüssigem eiweißhaltigem sog. serösem Sekret und endlich solche mit gemischtem Sekret. Die Unterschiede sind auch bei der mikroskopischen Untersuchung der Drüsen aus der Bauart zu erkennen. Die Schleimdrüsen besitzen ein sezernierendes Epithel aus großen durchsichtigen Zellen mit kleinen Kernen, die ganz an die Peripherie des Läppchens oder Röhrchens gedrängt sind, während in den serösen oder Eiweißdrüsen das Protoplasma stark gekörnt und daher wenig durchsichtig ist. Außerdem sind die Lumina der Schleimdrüsen weit, die der Eiweißdrüsen sehr eng. Über den Bau der Schaltstücke, Sekretröhren und Ausführungsgänge, der

ebenfalls Unterschiede zeigt, vgl. man Stöhr, 1909, Lehrb. d. Histologie, 13. Aufl., S. 219 und Metzner, 1907, Handb. d. Phys. II, 993.

Von den großen Speicheldrüsen ist die Parotis des Menschen und die fast aller Säugetiere eine rein seröse Drüse. Submaxillaris und Sublingualis sind beim Menschen gemischte Drüsen; bei den Karnivoren sind sie vorwiegend schleimig, bei den Nagern serös (Langley, 1898, Textb. I, 478). Die Verteilung der kleineren Drüsen ist von Oppel untersucht worden (Lehrb. der vergl. mikr. Anat. 1900, III, 486). Die Drüsen des Gaumens und der Zungenwurzel (d. h. im Anfangsteil des Schluckweges) sind Schleimdrüsen; die serösen Drüsen sind auf die Umgebung der wichtigeren Geschmacksorgane am Grunde und an den Rändern der Zunge beschränkt; vgl. Fig. 33 auf S. 130.

Die Speicheldrüsen bedürfen zur Absonderung der Anregung von seiten ihrer Nerven. Jede Drüse erhält zerebrospinale und sympathische Sekretionsnerven. Die Hirnnerven für die Unterkiefer- und die Ohrspeicheldrüsen stammen, soweit bekannt aus dem Fazialis und Glossopharyngeus, treten durch Vermittlung der Chorda tympani und des Nervus tympanicus bezw. des petrosus superf. minor in die Bahn des Trigeminus über und erreichen, dessen Äste (Lingualis, Auriculotemporalis) ein Stück weit begleitend, schließlich die Drüsen. Die sympathischen Sekretionsnerven setzen sich aus einem prä- und einem postganglionären Abschnitt zusammen. Die präganglionären Fasern verlaufen im Halssympathikus und endigen im oberen Halsganglion. Von dort ziehen die postganglionären Fasern mit den Arterien zu den Drüsen (Langley, 1898, Textb. I, 483).

Die Reizung der zerebrospinalen Nerven ist stets wirksamer, was die Menge des Speichels betrifft, als die der sympathischen Fasern. Dagegen ist der sympathische Speichel konzentrierter, namentlich an organischen Bestandteilen (der Sympathikusspeichel der Katze macht hierin eine Ausnahme). Die Absonderung beginnt mit kurzer Latenzzeit und überdauert einige Zeit die Reizung. Dies ist begreiflich, da die Austreibung des Speichels durch die engen Gänge mit sehr großer Reibung stattfindet und die Druckunterschiede sich nur langsam ausgleichen können. Bei längerer Reizung läßt die Absonderung während derselben erheblich nach und kann namentlich bei Sympythikusreizung ganz versiegen. Am besten wirken daher periodische, durch Pausen getrennte Reizungen. Bei richtig geleiteter Reizung lassen sich sehr große Speichelmengen aus den Drüsen gewinnen. Die menschliche Speichelbildung wird zu 1—1,5 l im Tag geschätzt.

Die Absonderung des Speichels geschieht unter hohem Druck. Der Wert desselben kann annähernd gemessen werden, wenn man den Speichelgang einer Drüse durch ein Manometer verschließt und dann durch Reizung des Nerven die Sekretion einleitet. Man gelangt so leicht

auf Werte von 15 cm Hg und darüber. Ein weiteres Steigen des Manometers wird dadurch vereitelt, daß für diese Drücke die Drüse nicht mehr dicht ist. Die Absonderung geht aber weiter zum Beweise, daß der Absonderungsdruck noch höher sein muß. Da der Druck in den Kapillaren der Drüse im höchsten Falle auf 50 mm Hg anzuschlagen ist, so ist der Absonderungsdruck mindestens dreimal größer.

Die Absonderung des Speichels stellt somit eine Arbeitsleistung der Drüse dar, was auch aus der Beschaffenheit des Sekretes hervorgeht, das nach seiner Zusammensetzung wie nach seiner Konzentration ganz verschieden ist von dem Blutplasma. Weitere Zeichen der Drüsentätigkeit sind die morphologischen Veränderungen in den Zellen (vgl. Metzner, Handb. 1907, II, 899), die elektrischen Spannungen zwischen Oberfläche und Hilus der Drüse, die während der Tätigkeit auftreten, teils als Verstärkung der Spannung im Ruhezustand, teils als Umkehrung derselben (Sympathikusreizung). Vgl. Bayliss und Bradford, 1887, J. of P. 8, 86. Die von C. Ludwig beobachtete Wärmeentwickelung in der tätigen Speicheldrüse konnte von Bayliss und Brad Hill nicht bestätigt werden (1894, J. of P. 16, 351).

Die Drüsennerven verändern auch den Blutstrom durch die Drüse. Durch Reizung der Chorda werden die Blutgefäße der Submaxillardrüse erweitert, die Volumgeschwindigkeit des Blutes nimmt auf das Mehrfache zu und das Blut tritt hellrot und pulsierend aus der Vene (Cl. Bernard, 1858, Compt. rend.). Gleichzeitig ist der Gaswechsel in der Drüse auf das Drei- bis Vierfache gesteigert, während das Blut durch die Wasserabgabe an Speichel und Lymphe sich an Hämoglobin so anreichert, daß der prozentische Sauerstoffgehalt des Venenblutes gleich oder größer sein kann wie im arteriellen (Bareroft, 1900 und 1902, J. of P. 25, 479; 27, 31). Da nach Vergiftung mit Atropin die Gefäßerweiterung bestehen bleibt, die Absonderung aber aufhört, schließt man auf das Vorhandensein getrennter Nervenfasern für die beiden Funktionen. Die Fasern des Sympathikus verengen die Gefäße der Drüsen und setzen die Blutgeschwindigkeit auf ein Minimum herab.

Es liegt nahe die Verschiedenheit des Chorda- und Sympathikusspeichels auf Rechnung der geänderten Zirkulation zu setzen. Dagegen ist R. Heidenhain (1883, Handb. 5, I, 55) in seinen eingehenden Untersuchungen zu der Vorstellung geführt worden, daß in allen Drüsennerven sowohl trophische wie sekretorische Fasern vorhanden sind, jedoch in ungleicher Verteilung. Von den trophischen Fasern würde die Bildung der organischen Bestandteile des Speichels, von den sekretorischen die Flüssigkeitsabsonderung abhängen. Die Frage kann noch nicht als entschieden gelten.

Die vivisektorischen Versuche erhalten sehr wichtige Ergänzungen durch Beobachtungen an Tieren mit permanenten Speichelfisteln.

Letztere haben den großen Vorzug, daß das Befinden des Tieres durch die Fistel in keiner Weise gestört ist. Die Sekretion ist ein reflektorischer Vorgang, der aber durch psychische Einflüsse wie jeder Reflex begünstigt oder gehemmt werden kann. Zur Auslösung des Reflexes sind die zentripetalen Nerven der Mundhöhle am wirksamsten, vor allem die Geschmacksnerven. Die Art der Reizung ist von Einfluß auf die Menge und Art des abgesonderten Speichels. Auf eßbare Stoffe ergießt sich ein schleimreicher Speichel in um so größerer Menge, je fester und trockener sie sind. Eine Ausnahme hierin macht die Milch, welche eine besondere schleimreiche Absonderung auslöst. Dem Tiere widerstrebende Stoffe regen die Absonderung eines dünnflüssigen Speichels an. Indifferente Stoffe wie Wasser, physiologische Kochsalzlösung, im Speichel unlösliche Steine regen keine Absonderung an (Pawlow, 1907, Handb. II, 670).

Die physiologische Bedeutung des Speichels ist eine vielseitige. Durch den Schleim wirkt er als Schmiermittel für die Bewegung der Nahrung im Munde, für das Einschieben derselben zwischen die Zähne und für den Schluckakt. Bei trockenem Munde (z. B. bei sommerlichen Wanderungen) kann Kauen und Schlucken nahezu unmöglich werden. Für lösliche feste Stoffe wirkt er als Lösungsmittel, für konzentrierte Lösungen als Verdünnungsmittel. Er dient als Wasch- und Verdünnungsmittel für die Mundhöhle beim Einbringen schleicht schmeckender Stoffe in die Mundhöhle. Bei Tieren dient er vielfach auch als Wasch-Reinigungsmittel für die äußere Haut, den Pelz, für Wunden. Über den Schutz, den der Schleim den Schleimhäuten gewährt gegen chemische, thermische und mechanische Insulte, liegen Versuche vor von Pawlow und dessen Schülern (Die Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesb., 1898, S. 38 und 1907, Handb. II, 673) und von Zweig (1907, Arch. f. Verdauungskrankh. 12, 364).

Das diastatische Ferment des Speichels.

Der Speichel hat außer seiner Eigenschaft als Lösungsmittel noch eine besondere chemische Wirkung auf gewisse zusammengesetzte Kohlenhydrate, vor allem auf die pflanzliche Stärke und das tierische Glykogen. Die Wirkung auf rohe Stärke ist gering, d. h. sehr langsam, auf gekochte dagegen sehr rasch. Verwendet man einen dünnen Stärkekleister, so tritt auf Zusatz von Speichel schon nach wenigen Minuten eine Aufhellung der trüben Flüssigkeit ein. Gleichzeitig läßt sich die Anwesenheit von Zucker durch die Reduktionsprobe nachweisen, z. B. durch Ausfällung von rotem Kupferoxydul aus der kochenden alkalischen Lösung eines Kuprisalzes (Trommersche Probe, Fehling-

sehe Probe). Die Methode ist auch zur quantitativen Bestimmung des gebildeten Zuckers geeignet.

Der gebildete Zucker ist Maltose, ein Disaccharid von der empirischen Formel $C_{12}H_{22}O_{11}$, während dem Ausgangsprodukt, der Stärke, die Zusammensetzung x $(C_6H_{10}O_5)$ zukommt. Da nach Lintner und Düll die Stärke (lösliche Stärke) das Molekulargewicht 17750 besitzt (1893, B. D. C. G. 26, 2544), so berechnet sich der Faktor x zu 108. Es handelt sich also jedenfalls um eine bedeutende Verkleinerung und Aufspaltung des großen Stärkemoleküls. Die Zwischenprodukte des Prozesses, die als Dextrine bezeichnet werden, sind nicht genauer bekannt. Über die Bildung von Maltose geht die spaltende Wirkung kaum hinaus. Hierdurch unterscheidet sich die Speichelwirkung von der sonst ähnlich verlaufenden Spaltung der Stärke durch Kochen mit verdünnten Säuren oder bei Einwirkung gespannter Wasserdämpfe. In allen diesen Fällen handelt es sich um Aufteilungen des Moleküls unter Aufnahme der Elemente des Wassers: Hydrolytische Spaltung.

Die Wirkung des Speichels auf Stärke ist in hohem Maße von der Temperatur und von der Reaktion der Lösung abhängig. Zwischen 0 und 40° nimmt die Wirkung, ungefähr entsprechend dem Gesetz für die chemische Reaktionsgeschwindigkeit zu, bei noch höheren Temperaturen dagegen wieder ab, um, je nach dem Salzgehalt der Lösung, bei 60 bis 70° zu verschwinden. Der wirksame Bestandteil des Speichels ist dann zerstört, denn beim Abkühlen tritt die Wirkung nicht wieder ein. Die günstigste Reaktion ist die neutrale oder schwach saure, die günstigste Säure Kohlensäure (Schierbeck, 1891, Skand. Arch. 3, 364). Stärkere Säuren beeinträchtigen die Wirkung, saurer Magensaft vernichtet sie (Biernacki, 1891, Z. f. B. 28, 49). Wenn trotzdem die verzuckernde Wirkung des Speichels auf die Stärke der Nahrung sich hauptsächlich im Magen entfaltet, so liegt das nur daran, daß die Durchdringung des Mageninhaltes mit Säure sehr langsam fortschreitet (s. S. 143) Hemmend auf die Speichelwirkung ist auch die Anhäufung der Spaltprodukte; sie ist daher verlangsamt in zuckerreicher Lösung (J. Cohnheim, 1863, A. p. A. 28, 241). Unter günstigen Umständen wird von 1 ccm Speichel 1 g Stärke bis zum Verschwinden der Jodreaktion umgewandelt (Küß, 1899, Zb. f. P. 13, 91).

Auf Grund aller dieser Beobachtungen muß angenommen werden, daß im Speichel ein Stoff vorhanden ist, der unter geeigneten Bedingungen auf Stärke und ihr nahestehende Kohlenhydrate eine spaltende Wirkung ausübt ohne selbst in das Reaktionsprodukt einzugehen. Es kann wohl nicht bezweifelt werden, daß er an irgendeiner der Stufen, in denen die Reaktion verläuft, selbst beteiligt ist, er muß aber schließlich unverändert aus der Reaktion wieder hervorgehen, ähnlich wie bei der fabrik-

mäßigen Darstellung des Äthyläthers aus Alkohol und Schwefelsäure letztere immer wieder regeneriert wird. Alle diese Eigenschaften stellen den unbekannten Stoff, der mit den Namen Ptyalin, Speichel diastase, Amylase bezeichnet wird, in eine Reihe mit den im pflanzlichen und tierischen Haushalt überaus verbreiteten und wichtigen Fermenten oder Enzymen. Die chemische Natur des Ptyalins ist so wenig bekannt, wie die der anderen Fermente; die Identifizierung ist nur durch die Wirkung auf die Kohlehydrate möglich. Das Haupthindernis für die Reindarstellung ist neben der Veränderlichkeit die Neigung der Fermente sich anderen Stoffen, gelösten und ungelösten anzuhängen, und mit ihnen auszufallen.

Das Schlucken.

Die gekaute und vom Speichel durchfeuchtete Nahrung wird durch die Muskeln der Zunge, der Wangen und Lippen zum Bissen geballt und durch die Schluckbewegung in den Magen befördert. An diesem Transport ist eine große Zahl von Muskeln mit genau geregelter Aufeinanderfolge und Kraft beteiligt; das richtige Zusammenwirken wird durch einen nervösen Mechanismus besorgt, der in dem unteren Teile des verlängerten Markes, in der Nähe des Atemzentrums gelegen ist. Die Auslösung der Bewegung kann willkürlich geschehen, sie verläuft aber dann als Reflex unabhängig vom Willen, wiewohl immer noch modifizierbar durch die ins Gehirn eindringenden zentripetalen Erregungen.

Der Schluckakt zerfällt in einen unvermeidlichen Teil, der einmal in Gang gesetzt, zwangsmäßig abläuft und in einen zweiten bedingten Teil, der modifizierbar ist oder auch ganz ausfallen kann. Erstere ist die bukkopharyngeale Periode, letztere die ösophageale (Kindermann, Onderzoekingen, herausg. von Zwaardemaker, Utrecht 1903, 4, 241). In der ersteren unterscheidet Kindermann wieder eine vorbereitende, eine Austreibungs- und eine Rückkehrzeit. In der Vorbereitungszeit wird der Bissen, oder wenn es sich um Flüssigkeiten handelt, der Schluck aus der Mundhöhle nach rückwärts geschoben, womit gleichzeitig der feste Abschluß der Mundhöhle nach vorne und des Rachens nach oben einhergeht. An der Hebung des Mundbodens und dem Anpressen der Zunge an den Gaumen ist hauptsächlich der M. mylohyoideus beteiligt, während der Abschluß des Rachens gegen die Nasenhöhle durch die Muskeln des weichen Gaumens und die Konstriktoren des Rachens besorgt wird.

In der Austreibungszeit wird durch eine kräftige nach abwärts gerichtete Bewegung des Zungengrundes (M. hyoglossus) der Inhalt des Rachens unter Druck gesetzt und rasch in den untersten Teil der Speiseröhre befördert. Diesem Akte geht unmittelbar voraus eine

kurze Inspirationsbewegung, wodurch die im obersten Teil der Speiseröhre befindliche Luft eingesogen bezw. verdünnt wird. Nun folgt Schluß und Hebung des Kehlkopfes und Überdachung desselben durch die ganz nach hinten bis an die Pharynxwand zurückgedrängte Zungenwurzel, welche sodann die der Austreibungszeit eigentümliche Stoßbewegung ausführt. Die weitgehende Verlagerung und Deformation des Kehlkopfes, die Rolle des Kehldeckels beim Schlusse der Glottis und das Andrängen der Zunge an die hintere Rachenwand lassen sich sehr gut verfolgen an den Röntgenbildern, die Eykman von den verschiedenen Phasen des Schluckaktes mittelst des Repetitionsverfahrens aufgenommen hat (1903, A. g. P. 99, 513, Taf. 8).

Die ösophageale Bewegungsphase ist, wie erwähnt, einigermaßen variabel, sowohl nach ihrer Dauer wie nach ihrer Intensität; bei wiederholtem Schlucken fällt sie ganz fort. Sie hinkt der Bewegung der Nahrung in der Regel nach, da in der Austreibungszeit nicht nur Flüssigkeiten, sondern auch alle gut gekauten festen Speisen durch den Stoß der Zunge sofort bis in den untersten Teil der Speiseröhre bezw. in den Magen befördert werden, wo sie in weniger als einer Sekunde nach Beginn des Schluckaktes anlangen. Die Kontraktionswelle der Speiseröhre die im Verlaufe mehrerer Sekunden die Speiseröhre durchläuft, kann daher nur für den Transport größerer und wenig gekauter Bissen in Frage kommen, nach Kindermann aber außerdem für die Wegschaffung der von den Speisen im Ösophagus zurückgelassenen Luftblasen. Die Fortleitung der Kontraktion in der Speiseröhre geschieht in den unteren Abschnitten langsamer als oben, was mit dem zunehmenden Reichtum an glatten Muskelzellen zusammenhängt.

Aus der Beschreibung der Schluckbewegung geht hervor, daß eine sehr große Zahl von Muskeln an ihr beteiligt sind, die aus dem 5., 7., 9. und 10. Hirnnerven die erregenden Fasern erhalten. Die Koordination der Erregungen geht, wie bereits erwähnt, von dem verlängerten Marke aus, welches auch die Aufeinanderfolge der Bewegungen regelt. Die Peristaltik der Schluckbewegung, wenn man von einer solchen sprechen will, beruht also nicht auf einer Fortleitung der Erregung von Muskel zu Muskel, sondern auf einer nervösen Erregungsfolge (Mosso, Moleschott Unters. 1876, 11, 331; Kronecker und Meltzer, Arch. f. P. 1883, Suppl., 328). Durchschneidung des Ösophagus hebt somit die Kontraktion im distalen Abschnitt nicht auf. Neben Erregungen kommen auch Hemmungen vor. Die Auslösung des Reflexes geht von gewissen, von Tier zu Tier verschiedenen Stellen aus (Kahn, A. f. P. 1903, Suppl., 386). Vom Menschen sind diese „Schluckstellen“ noch nicht genauer bekannt.

Die Magenverdauung.

Die geschlukte Nahrung verweilt je nach Art und Menge verschieden lange Zeit im Magen. Die Dauer des Aufenthaltes ist auch davon abhängig, ob sie in den leeren oder gefüllten Magen gelangt. Im letzteren Falle wird die Verdauungszeit verlängert. Flüssigkeiten, die in den leeren Magen aufgenommen werden, treten sehr rasch in den Darm über, besonders wenn sie auf Körpertemperatur erwärmt sind. Feste Nahrung bleibt durch mehrere Stunden im Magen liegen und erleidet durch den abgesonderten Magensaft eingreifende Veränderungen.

Menschlicher Magensaft wird durch Aushebern des Magens mit der Schlundsonde gewonnen. Da der nüchterne Magen leer ist und seine Schleimhautflächen, nur durch eine dünne, neutral reagierende Schleimhaut getrennt, sich gegenseitig berühren, so muß der Ausheberung ein Probefrühstück oder eine Probemahlzeit vorhergehen (O. Cohnheim, 1907, Handb. II, 546), durch welche die Absonderung des Saftes angeregt wird.

Bei Tieren kann der Magensaft aus Fisteln gewonnen werden. Die Verunreinigung desselben durch Speichel und durch Speiseteile ist aber nur dann vermieden, wenn neben der Magenfistel auch noch eine Ösophagusfistel angelegt wird, durch welche die geschluckte Nahrung samt dem Speichel wieder nach außen gelangt (Pawlow, A. f. P. 1895, 53). Ein anderes Verfahren besteht darin, daß ein Teil des Magens isoliert und zu einem Blindsack umgestaltet, nach außen abgeleitet wird. Dieses von Heidenhain zuerst erfolgreich durchgeführte Verfahren (1878 und 1879 A. g. P. 18, 169, 19, 148), ist dann durch Pawlow in zweckmäßiger Weise so abgeändert worden, daß der Magenblindsack mit dem Rest des Magens in nervöser Verbindung bleibt.

Die Beobachtung solcher Tiere hat ergeben, daß es hauptsächlich zwei Orte des Verdauungstraktes sind, von welchen aus die Tätigkeit der Magendrüsen angeregt wird. Der eine Ort ist die Mundhöhle und der Schlund, in welchen bei dem Kauen, Einspeicheln und Schlucken der Nahrung Reize entstehen, die in das verlängerte Mark gelangen und von dort auf der Bahn des N. vagus nach dem Magen weitergeleitet werden. Pawlow, der Entdecker dieser Absonderung, nennt den so entstehenden Saft den Appetitsaft des Magens (1889, Zb. f. P. 3, 113; A. f. P. 1895, 53. Die Arbeit der Verdauungsdrüsen, Wiesbaden, 1898, S. 13). Auch durch andere Sinnesnerven kann die Sekretion ausgelöst werden. Sie wird in etwa fünf Minuten nach Beginn der Reizung merklich und kann eine Stunde und länger andauern. Durchschneidung der beiden Vagi hebt diese Art der Absonderung auf. Der andere Ort, von dem aus Absonderung ausgelöst werden kann, ist die Schleim-

haut des Magens. Mechanische Reize sind hierzu unvermögend. Wasser wirkt nur in größeren Quantitäten und dann sehr schwach, unwirksam sind Fette und Kohlehydrate. Sehr wirksam sind dagegen Fleischbrühe, Fleischsaft, die Extraktivstoffe und die peptischen Verdauungsprodukte des Fleisches, ferner Milch, Gelatine (Arbeit der Verdauungsdr., S. 121). Diese direkte Erregung der Magendrüsen hat eine längere Latenz als die von der Mundhöhle aus eingeleitete und sie ist im Anfang auch weniger ergiebig; sie dauert aber lange Zeit an und ist daher imstande die durch den Appetitsaft eingeleitete Magenverdauung solange weiterzuführen, als sich erregende Substanzen innerhalb des Magens befinden. Ob es sich dabei um eine direkte chemische Wirkung auf die Drüsen handelt oder um einen auf den Bahnen des autonomen Nervensystems des Magens verlaufenden Reflex ist eine offene Frage. Die am Tier gewonnenen Erfahrungen sind durch Beobachtungen an Menschen mit Magenfistel und Ösophagusstriktur im wesentlichen bestätigt worden (Hornborg, 1904, Sk. A. 15, 209; Umber, Berl. klin. W. 1905, S. 56; Biekel, Deutsche med. Wochenschr. 1906, 1323).

Der reine Magensaft ist eine klare oder opalisierende, farblose, substanzarme Flüssigkeit von stark saurer Reaktion. Sie enthält beim Hunde 0,5—0,6% Salzsäure; beim Menschen sind ähnlich hohe Werte beobachtet (Hornborg a. a. O.). Daneben finden sich nur wenige organische Substanzen, darunter ein eiweißartiger Körper und an unorganischen Bestandteilen außer Chlor etwas Na und K (Rosemann, 1907, A. g. P. 118, 467). Die abgesonderten Mengen sind sehr groß. Rosemann erhielt von einem Hunde in 3½ Stunden eine Saftmenge gleich der Hälfte der Blutmenge.

Die wichtigste Eigenschaft des Saftes ist seine Fähigkeit die Eiweißkörper der Nahrung chemisch zu verändern. Die Wirkung ist am augenfälligsten, wenn zum Versuch geronnenes Eiweiß benutzt wird, das hierbei in Lösung geht. Man verwendet daher zur Prüfung der verdauenden Kraft gewöhnlich Fibrinflocken; in je kürzerer Zeit sie gelöst werden, desto größer ist die verdauende Kraft des Saftes. Genauere Werte liefert das von Mett (A. f. P. 1894, 58) eingeführte Verfahren. Hühnereiweiß wird in enge Röhren aufgesogen und dort koaguliert. Man wirft Stücke dieser Röhrchen in die verdauende Flüssigkeit und mißt am Ende der Versuchszeit, wieweit die Lösung ins Innere des Röhrchens fortgeschritten ist. Die Menge und Verdauungskraft des Saftes ist hauptsächlich von der Beschaffenheit der Nahrung abhängig. Die Untersuchungen Pawlows und seiner Schüler haben ergeben, daß Brot reichliche und langdauernde Absonderung eines besonders verdauungskräftigen Saftes veranlaßt, daß Milch am wenigsten anregend wirkt, während Fleisch in der Mitte steht (Pawlow, 1907, Handb. 2, 704).

Die verdauende Wirkung des Magensaftes darf nicht der Säure allein zugeschrieben werden. Salzsäure von der Konzentration, wie sie sich im Magen findet, bringt geronnenes Eiweiß zwar zum Quellen, löst es aber nicht oder doch nur äußerst langsam. Erhitzt man Magensaft auf 70°, so verliert er seine Wirksamkeit. Das Sekret der rechten, pylorischen Magenhälfte reagiert neutral, liefert aber mit Salzsäure versetzt eine sehr wirksame Verdauungsflüssigkeit (Heidenhain, 1883, Handb. 5 I, 130). Es muß also im Safte ein Stoff vorhanden sein, der im Verein mit der Säure die Lösung vollzieht. Dieser Stoff unbekannter Zusammensetzung, der die oben erörterten Eigenschaften eines Fermentes besitzt, hat den Namen Pepsin erhalten. Er ist in der Schleimhaut des Magens in Vorrat vorhanden. Zieht man die möglichst zerkleinerte Schleimhaut mit Wasser oder mit Glyzerin aus, so erhält man eine Flüssigkeit, die nach Zusatz von Salzsäure Eiweiß verdaut. Noch besser ist es Magenschleimhaut mit verdünnter Salzsäure zu behandeln; das Gewebe geht in Lösung und die Extraktion des Fermentes ist eine viel vollkommenere. Zugleich wirkt die Säure auf die Vorstufe des Fermentes ein, indem es dieselbe in das wirksame Ferment überführt. Diese Maßnahmen bieten die Möglichkeit sich zu jeder Zeit mit Hilfe eines Stückes Magenschleimhaut einen künstlichen Magensaft zu bereiten, der sich von dem natürlichen in bezug auf verdauende Kraft nur wenig unterscheidet, aber stets mit Bestandteilen der Schleimhaut verunreinigt ist. Die Glyzerinextrakte der Magenschleimhaut geben sehr widerständige und verdauungskräftige Dauerpräparate.

Die Wirkung des Magensaftes äußert sich auf die Eiweißkörper der Nahrung und zwar sowohl auf die einfachen Eiweißkörper oder Proteine, wie auf die zusammengesetzten Eiweißkörper, die Proteide. Auch die den Eiweißkörpern nahestehenden, stickstoffhaltigen Proteoide werden mit wenigen Ausnahmen von dem Magensaft angegriffen, vor allem das Kollagen, die leimgebende Substanz des Bindegewebes.

Die Wirkung auf die einfachen Eiweißkörper besteht in einer Zunahme ihrer Löslichkeit in Wasser und Salzlösungen, einer Abnahme ihrer Fällbarkeit durch Säuren und Basen und in der Aufhebung der Koagulation durch Erhitzen. Dabei bleiben aber die meisten Farbenreaktionen der Eiweißkörper und eine Anzahl Fällungsreaktionen erhalten, auch zeigt sich keine wesentliche Änderung in der elementaren Zusammensetzung. Der Vorgang läßt sich kurz dahin beschreiben, daß das Eiweiß in eine Anzahl Spaltstücke zerlegt wird, die dem Ausgangsmaterial in der Konstitution noch sehr nahe stehen. Die Spaltung ist eine hydrolytische. Die Zerkleinerung des großen Eiweißmoleküls ist durch die Zunahme des optischen Drehungsvermögens und des osmotischen Druckes sowie durch das zunehmende Diffusionsvermögen der Verdauungsflüssigkeit sichergestellt.

Die Zusammensetzung einer Verdauungsflüssigkeit ist zu keiner Zeit eine einheitliche; es finden sich vielmehr stets verschiedene Spaltstücke und ungleich weit gediehene Abbauprodukte gleichzeitig vor. Zur Zerlegung des verwickelten Gemenges benützt man gewisse Fällungen, besonders die Fällung durch Ferrozyanwasserstoffsäure oder die Aussalzung durch Sättigung der Lösung mit Ammonsulfat. Die durch die genannten Mittel ausfällbaren, in der Hitze nicht koagulierenden Verdauungsprodukte werden gewöhnlich als Albumosen, die nicht fällbaren als Peptone bezeichnet. Reindarstellungen einzelner, in dem Gemenge enthaltener Peptone sind bisher nur Siegfried gelungen, welcher zwei Pepsinpeptone von nahe übereinstimmender Zusammensetzung isoliert hat (Borkel, 1903, Z. phl. C. 38, 289). Eine weitere Aufspaltung bis zu den die Biuretreaktion nicht mehr gebenden Aminosäuren findet durch den Magensaft nicht statt.

Sehr wichtig für den weiteren Verdauungsprozeß im Darm ist die kräftige Wirkung, die der Magensaft auf das Bindegewebe entfaltet. Vor allem wird das lockere fibrilläre Bindegewebe, das ähnlich dem Fibrin der Verdauungsflüssigkeit eine große Oberfläche darbietet, rasch angegriffen, indem die leimgebende Substanz oder das Kollagen in Leim und dieser unter Verlust seines Erstarrungsvermögens weiter umgewandelt wird, wobei schließlich leichtlösliche Leimpeptone entstehen. Die Folge dieser Umwandlung ist, daß die in den Magen eingebrachten tierischen Gewebe, Muskeln, Drüsen, Fettgewebe, ihren Zusammenhalt verlieren und sich in ihre zelligen Elemente auflösen. Dadurch wird dem weiteren Angriff der verdauenden Flüssigkeiten eine ungleich größere Angriffsfläche geboten. Ähnlich wie das fibrilläre, verhält sich das retikulierte Bindegewebe. Je derber und dichter aber bindegewebige Strukturen sind und je reichlicher ihre Imprägnation mit anorganischem Material, desto schwerer sind sie für den Magensaft angreifbar. Die Verdauung der Fleischfresser lehrt indes, daß selbst Knochengewebe auf die Dauer der kräftigen Wirkung des Magensaftes nicht widerstehen kann. Schwer löslich im Magensaft ist das elastische Gewebe, unlöslich die Hornsubstanzen und gewisse prosthetische Gruppen der Proteide, wie das Hämatin des Blutfarbstoffes und das Nuklein der Nukleoproteide. Die Eiweißkomponente dieser Verbindungen wird dagegen abgespalten und verdaut.

Eine Veränderung besonderer Art erfährt die Milch, wenn sie frisch oder gekocht in den Magen gelangt. Wie bekannt, wird der wichtigste Eiweißkörper der Milch, das Kaseïn oder der Käsestoff, durch Säuren ausgefällt und fällt auch spontan aus, wenn man die frische Milch stehen läßt, weil ohne Sterilisation der Milchzucker bald in Gärung gerät, und dadurch die ursprünglich alkalische Reaktion der Milch allmählich in die saure umschlägt. Milch, die in den Magen gelangt, gerinnt ebenfalls, aber nicht bloß bei saurer, sondern auch bei neutraler und

alkaliseher Reaktion. Wird Mileh in den nüehternen also salzsäurefreien Magen eingebraeht, so tritt ihre Koagulierung sehr raseh ein, lange bevor ein Umsehlag der Reaktion bemerkbar wird. Dieselbe Wirkung auf Milch haben Extrakte der Magensehleimhaut namentlieh junger Tiere, die man mit Wasser, besser mit Glyzerin oder 10—15% Koehsalzlösung ansetzt. Der wirksame, seiner Natur naeh nicht näher bekannte Stoff wird als Lab oder Chymosin bezeiehnet. Durch Erhitzen über 70° geht die Wirksamkeit verloren. Zur Gerinnung der Mileh mit Lab ist die Anwesenheit von Kalziumsalzen in Lösung notwendig (Hammarsten, Jahresb. f. Tierehem. 1872, und 1874 und Physiol. Chemie, Wiesbad. 1899, 398).

Die Wirkung des Magensaftes auf die Kohlehydrate der Nahrung ist gering und äußert sich hauptsäehlieh in Inversion des Rohrzuekers, der pro Molekül in ein Molekül Traubenzucker und ein Molekül Fruehtzueker zerfällt. Lusk (1904, Am. J. of P. 10, XXI) hat gezeigt, daß die Inversion lediglieh durch die Salzsäure nicht dureh ein Ferment zustande kommt.

Dagegen ist das Vorhandensein eines festspaltenden Fermentes im Magensafte sehr wahrseheinlich, das namentlieh auf emulgiertes Fett kräftig einwirkt (Volhard, 1901, Z. f. kl. Med. 42, 414; 43, 397).

Die Bewegungen des Magens.

Der Magen zerfällt anatomiseh und physiologiseh in zwei ungleiehe Hälften, einen linken Magen oder Fundusteil, der den dünnflüssigen sauren Saft absondert, und einen kleineren rechten Magen oder Pylorusteil mit neutralem schleimigem Sekret. Pepsin ist, wie bereits erwähnt, in dem Safte beider Magenhälften vorhanden. Bekannt ist die ungleiehe Struktur der Drüsen, von welehen nur die des linken Magens Belegzellen besitzen. Der linke Magen ist ferner reieher an Drüsen als der rechte. Mall (1893, Johns Hopkins Hosp. 1, 13) zählte links 4900 Ausführungsgänge pro qem Schleimhautfläehe, rechts nur 1600,. Der rechte Magen ist weit muskelkräftiger als der linke.

Der normale Ablauf der Magenbewegungen läßt sieh am besten beobaehten, wenn man dressierte Tiere unverletzt und ungefesselt mit Röntgenstrahlen durehleuehtet, nachdem man ihnen vorher ein für diese Strahlen schwer durchdringbares Futter gereieht hat (dureh Mischung mit basisehem Wismutnitrat). Über solche Versuehe an Katzen hat Cannon berichtet (1898, Am. J. of P. 1, 359). Er fand im Fundus nur geringfügige Bewegungen, die im wesentlichen darin bestanden, daß sich die Magenwände um den immer mehr schwindenden Inhalt langsam zusammenzogen. Im rechten Magen laufen dagegen regelmäßig gegen den Pförtner fortschreitende Kontraktionswellen ab, die von der

Grenze der beiden Magenhälften ihren Ausgang nehmen und in ungefähr 36 Sekunden den Pförtner erreichen. Da ziemlich genau alle 10 Sekunden eine neue Welle auftritt, so findet man gewöhnlich auf der Strecke von der Magenmitte bis zum Pförtner mehrere Wellen unterwegs. Mit diesen Beobachtungen stehen in guter Übereinstimmung die Druckmessungen, die Moritz (1895, Z. f. B. 32, 313) ausgeführt hat. Er führte Sonden mit Gummiblasen verschieden weit in den Magen ein und schrieb den Druck mit Hilfe von Manometern. Der Druck im Fundus zeigt zunächst rhythmische, durch die Herz- und Atembewegungen bedingte Schwankungen, deren Umfang bei ruhiger Atmung 6—8 cm Wasser beträgt. Dazwischen laufen zuweilen kleine Druckänderungen von 2—5 cm Wasser, die offenbar von diesem Teil des Magens erzeugt sind und nur während einer Verdauungsperiode auftreten. Im Pylorusteil erfährt dagegen die Sonde sehr erhebliche Drucksehwankungen, die in regelmäßigen Intervallen von 15—20 Sekunden aufeinander folgen und bis zu 50 cm Wasser ansteigen.

Die vorwiegend tonische, d. h. ruhige Spannung der Wand des linken Magens hat sich auch noch auf anderem Wege sicherstellen lassen. Nachdem zuerst Ellenberger und Hofmeister (A. f. P. 1889, 137; 1890, 280; 1891, 212) auf die geringe Durchmischung der Nahrung in dem Magen der Säugetiere und auf die damit in Zusammenhang stehende weitgehende Verzuckerung der Stärke hingewiesen hatten, zeigte Grützner (1905, A. g. P. 106, 463) vorzugsweise an Ratten, denen er verschiedenfarbiges Futter reichte, daß dasselbe im linken Magen eine annähernd konzentrische Schichtung erfährt und daß sich noch nach Stunden die chronologische Reihenfolge der Futterstoffe nachweisen läßt. Das zuerst gereichte Futter liegt am weitesten nach außen und berührt die Magenwand, das zuletzt gereichte findet sich zu innerst, unterhalb der Kardia. Im Pylorus findet dagegen eine innige Durchmischung statt.

Die Veranlassung zu den Bewegungen des Magens entstehen aller Wahrscheinlichkeit nach in dem Organe selbst. Der ausgeschnittene Magen zeigt noch die wesentlichen Bewegungserscheinungen (Hofmeister und Schütz, 1885, A. e. P. 20, 1). Das zerebrospinale Nervensystem hat aber Einfluß auf dieselben, denn die Bewegungen werden unterbrochen (gehemmt), wenn das Tier in Erregung gerät (Cannon a. a. O.). Über die Folgen der Durchschneidung der N. vagi und der Ausrottung des Plexus coeliacus, sowie über die Bedeutung der von manchen Forschern hierbei beobachteten Störungen herrscht noch Unklarheit (vgl. Cohnheim, 1907, Handb. d. Physiol. 2, 565).

Eine gewisse Unabhängigkeit von den Bewegungen der Magenwand zeigen die beiden Sphinkteren des Magens. Der Sphinkter der Kardia befindet sich nach Füllung des Magens in einem Zustande ab-

wechselnder Zusammenziehung und Erschlaffung, was zur Folge hat, daß zu Anfang der Magenverdauung periodisch Mageninhalt in den unteren Teil der Speiseröhre zurücksteigt. Der Vorgang hört auf, sobald der Mageninhalt genügend durchsäuert ist (Cannon, 1908, Am. J. of P. 23, 105). Der Ringmuskel des Pförtners ist im nüchternen Magen anscheinend schlaff, so daß sehr leicht Galle und Bauchspeichel in den Magen zurücktreten können (vgl. Roscmann, 1907, A. g. P. 118, 477). Auch der rasche Übertritt der in den nüchternen Magen aufgenommenen Getränke in den Darm deutet auf Erschlaffung des Pförtners. Nach der Nahrungsaufnahme ist er aber geschlossen und wird nur von Zeit zu Zeit geöffnet, wobei die Kontraktionen der rechten Magenhälfte für den Übertritt von Speisebrei in den Darm sorgen. Der Schluß des Pförtners ist in erster Linie bedingt durch eine Art Reflex, wobei die Erfüllung des Duodenums mit saurem oder fettreichem Inhalt als auslösendes Moment wirkt. Ob es sich hier um eine chemische Wirkung handelt oder um Erregungen, die sich innerhalb des autonomen Nervensystemes des Darms abspielen, ist unbekannt. Wahrscheinlich wird auch von der Schleimhaut des Magens je nach der Konsistenz des Inhaltes auf den Kontraktionszustand des Pförtners eingewirkt.

Die genannten Einrichtungen haben zur Folge, daß die aufgenommene Nahrung im allgemeinen sehr lange im Magen verweilt und nur in kleinen, über viele Stunden verteilten Portionen dem Darm zugeführt wird. Die Aufschließung der Nahrung durch die im Magen wirksamen chemischen Faktoren ist daher in der Regel eine sehr weitgehende (Tobler, 1905, Z. phl. C. 45, 185). Namentlich wird auch die Verdauung der Stärke durch den mitverschluckten Speichel bis zu ihrer fast vollständigen Verzuckerung durchgeführt (Ellenberger und Hofmeister a. a. O.; Joh. Müller, 1901, Kongr. f. inn. Med. 19, 321; Cannon und Day, 1903, Am. J. of P. 9, 396), obwohl die Salzsäure des Magensaftes die Speichelwirkung aufhebt. Da eine Durchmischung des Inhaltes in der linken Magenhälfte nicht stattfindet, kann die Salzsäure nur langsam von der Oberfläche der Schleimhaut her in den Mageninhalt hineindiffundieren und wird auch hier meist sofort von den Eiweißkörpern und deren Spaltungsprodukten gebunden (Sjöqvist, 1894, und 1895 5, 277; 6, 255).

Die Verdauung im Dünndarm.

Sobald der Mageninhalt durch den Pförtner in den Darm übertritt, beginnt seine Vermischung mit drei Säften, die von der Leber, der Bauchspeicheldrüse und der Darmschleimhaut, speziell deren Krypten, gebildet werden: Galle, Bauchspeichel und Darmsaft. Die hierdurch bewirkten Veränderungen sollen im folgenden einzeln betrachtet werden.

Die Galle

tritt an der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel des Duodenums in den Darm. Bindet man eine Kanüle in den Ductus choledochus, so findet man, daß im Gegensatz zu den bisher untersuchten Drüsen die Absonderung beständig vor sich geht und daß es einer Nervenreizung nicht bedarf. Es ist auch nicht bekannt, daß auf Durchschneidung oder Reizung von Nerven Änderungen der Absonderung eintreten, die direkt auf den Eingriff bezogen werden könnten. Wohl aber wird durch Änderung der Gefäßweite oder des Blutdrucks in der Leber mittelbar auch die Absonderung der Galle berührt. Die Art der Ernährung ist zweifellos von Einfluß; im Hunger sinkt die Absonderung, bei Nahrungszufuhr steigt sie, am stärksten bei Zufuhr von Fleisch. (Vgl. Heidenhain, 1883, Handb. d. Physiol. 5, I, 251.) Die tägliche Gallenabsonderung des Menschen wird zwischen 500 und 1000 cm^3 geschätzt.

Die aus der Leber kommende Galle kann sich entweder unmittelbar in den Darm ergießen oder zunächst in die Gallenblase gelangen. Endlich können Lebergalle und Blasengalle gleichzeitig in den Darm entleert werden. Es hängt dies von dem Kontraktionszustand der glatten Muskelelemente ab, welche zahlreich in den Wänden der Gallengänge und der Blase gelegen sind (Hendrickson, John Hopkins Hosp. Bull. 1898, Sudler ebenda 1901). Die Art ihres Zusammenwirkens und der Innervation ist nicht bekannt.

Aufspeicherung der Galle in der Blase findet namentlich im Hunger statt. Dort mischt sich zu ihr der Schleim aus den zahlreichen Drüsen der Blase, auch wird ihr Wasser entzogen, so daß ihr Trockenrückstand von 2 auf 14% und darüber ansteigen kann. Dieser Zunahme des Gehalts an organischen Bestandteilen, steht aber eine Abnahme der Salze insbesondere des Chlornatriums gegenüber (Brand, 1902, A. g. P. 90, 508). Der osmotische Druck der beiden Gallenarten braucht somit, trotz des ungleichen Trockengehaltes kein verschiedener zu sein. Die Salze der Galle sind neben Chlornatrium hauptsächlich primäres und sekundäres Natriumkarbonat. Galle reagiert daher gegen Lackmus alkalisch.

Versucht man durch ein in den Gallengang gesetztes Manometer den sog. Absonderungsdruck zu messen, so erhält man Werte, die kaum $^1/_{50}$ Atmosphäre erreichen. (Vgl. Bürker, 1901, A. g. P. 83, 241.) Der wirkliche Sekretionsdruck, d. h. der Druck, der die Absonderung der Galle aus den Leberzellen verhindern würde, ist nicht zu bestimmen, weil die Galle schon bei dem oben genannten Drucke in die Lymphgefäße und schließlich ins Blut übertritt, von wo sie in alle Gewebe und Säfte des Körpers diffundiert und einen Zustand herbeiführt, der als Gelbsucht oder Ikterus bekannt ist. Unterbindet man außer dem

Gallengang auch noch den Milchbrustgang, so läßt sich der Eintritt des Ikterus um Tage oder Wochen verzögern. (Kufferath, A. f. P., 1880; von Frey und Harley, 11. Kongr. f. i. Med., Wiesbaden 1892; Harley, A. f. P. 1893, 291.) Über die hier maßgebenden anatomischen Verhältnisse vgl. Mall, 1900, Proc. Amer. Anatomists.

Die Farben frischer Gallen sind durch zwei Farbstoffe bedingt, die als Bilirubin und Biliverdin bezeichnet werden und in sehr variablen Mengenverhältnissen vorkommen. Beim Fleischfresser überwiegt das Bilirubin und die Gallen sind daher goldgelb bis bräunlich, bei den Pflanzenfressern dominiert meistens das Biliverdin und verleiht den Gallen eine mehr oder weniger rein grüne Farbe. Biliverdin entsteht aus Bilirubin durch Aufnahme von Sauerstoff, ein Vorgang, der sich schon beim Stehen an der Luft vollzieht. Durch kräftig oxydierende Mittel, wie z. B. Salpetersäure, die etwas salpetrige Säure enthält, können noch weitere Oxydationsstufen von blauer, roter und brauner Farbe erzeugt werden, die sich in Form farbiger Ringe übereinander ordnen, wenn die Säure vorsichtig mit der gallehaltigen Flüssigkeit überschichtet wird. Dies ist die Gmelinsche Probe auf Gallenfarbstoffe.

Die Gallenfarbstoffe sind Abkömmlinge des Blutfarbstoffes. Bilirubin und Hämatoporphyrin haben übereinstimmende elementare Zusammensetzung und liefern dasselbe Oxydationsprodukt (Küster, 1898, Z. phl. C. 26, 314; 1899, B. D. C. G. 32, 677); die beiden sind wahrscheinlich isomer. Eine weitere Beziehung ist dadurch gegeben, daß alle zur Zerstörung von Blutkörperchen führenden Eingriffe eine vermehrte Bildung von Gallenfarbstoff zur Folge haben. Dabei wird die Galle so zähe, daß der Abfluß durch die Gallengänge erschwert ist. Es entwickelt sich infolgedessen ein erheblicher Sekretionsdruck, durch den die Galle zum Teil in die Lymphräume hinübergepreßt wird. Auf diese Weise entsteht Ikterus ohne Verschluß oder Verengerung der Gallenwege, früher als hämatogener Ikterus dem hepatogenen gegenübergestellt. (Vgl. Krehl, 1906, patholog. Physiologie, Leipzig, 328.)

Das Bilirubin ist in Wasser nicht löslich, wohl aber in Alkalien. Setzt man zu Galle oder einer Lösung von Bilirubinalkali ein lösliches Kalksalz, so fällt unlöslicher Bilirubinkalk aus. Letzterer ist der wesentliche Bestandteil der dunklen Gallensteine oder Pigmentsteine.

Während die Gallenfarbstoffe stets nur in geringer Menge (0,5 bis 1 p. M.) in der Galle vorkommen, bilden die Alkalisalze der Gallensäuren (die Cholate) den größten Teil des Trockenrückstandes. Der Gehalt an Cholaten ist in der Lebergalle 1—2%, in der Blasengalle kann er auf 10 % und darüber steigen. Die Eigenschaften der Galle sind also hauptsächlich durch diesen Bestandteil bedingt.

In den Cholaten der menschlichen und vieler tierischen Gallen finden sich zwei Gallensäuren, die Glykocholsäure und die Taurocholsäure, in wechselnden Mengenverhältnissen. In der Ochsengalle und in der vieler anderen Pflanzenfresser überwiegt die Glykocholsäure, ebenso in der menschlichen Galle. Beim Fleischfresser, besonders beim Hunde, überwiegt die Taurocholsäure.

Die gallensauren Alkalien sind leicht löslich in Wasser und Alkohol. Aus der alkoholischen Lösung werden sie durch Äther im Überschuß kristallinisch ausgefällt. (Plattners kristallisierte Galle, 1844.) Durch stärkere Säuren werden die gallensauren Alkalien zerlegt, wobei die in Wasser schwer lösliche Glykocholsäure ausfällt, während die Taurocholsäure in Lösung bleibt und sogar Glykocholsäure in Lösung halten kann.

Durch hydrolysierende Mittel werden die Gallensäuren gespalten nach der Gleichung

Glykocholsäure + Wasser = Glykokoll + Cholsäure,
Taurocholsäure + Wasser = Taurin + Cholsäure.

Glykokoll (Aminoessigsäure) und Taurin (Aminoäthylsulfonsäure) sind vermutlich Abkömmlinge des Eiweiß, letzteres speziell des Zystins, des schwefelhaltigen Bestandteiles des Eiweiß. Beide sind mit derselben einbasischen Oxysäure (Cholsäure $C_{24}H_{40}O_5$) von unbekannter Konstitution verbunden, die vielleicht dem Cholesterin nahe steht.

Regelmäßig, wenn auch in kleineren Mengen, finden sich in der Galle Fette und Fettsäuren, ferner Lezithin und Cholesterin, Bestandteile, die in Wasser praktisch unlöslich sind, aber durch die Cholate in Lösung erhalten werden. Lezithin und Cholesterin kommen im Pflanzen- wie Tierreich in weitester Verbreitung vor und es ist, wie S. 20 erörtert wurde, wahrscheinlich, daß die osmotischen Eigenschaften der Zellen im wesentlichen auf die Imprägnation des Protoplasmas, besonders in den oberflächlichen Schichten, mit diesen Stoffen zurückzuführen sind. Da die Galle ein Lösungsmittel für diese Stoffe ist, so wird sie dieselben den Zellen entziehen, wo immer sie mit solchen in Berührung tritt. Es ist daher verständlich, daß die Galle sich schon an ihrem Entstehungsorte in der Leber mit diesen Stoffen beladt, mit Cholesterin oft geradezu gesättigt ist (Moore und Parker, 1901, Proc. R. S. 68, 64), so daß dasselbe leicht in Form von Konkrementen ausfällt (vgl. Naunyn, Cholelithiasis, Leipzig, 1891). Anderseits ist durch den Gehalt der Galle an Lezithin und Cholesterin die Gefahr einer Schädigung der Epithelien, mit denen die Galle weiterhin in Berührung tritt, vermindert.

Von besonderer Bedeutung für die Resorption der Fette ist die

Fähigkeit der Galle, Fettsäuren und Seifen zu lösen. Fettsäuren können in dreifacher Weise von der Galle aufgenommen werden.

1. Von dem Wasser der Galle, denn Fettsäuren sind in Wasser nicht völlig unlöslich. Ölsäure z. B. löst sich in Wasser etwa im Verhältnis 1:500 000, Palmitinsäure und Stearinsäure in noch kleineren Verhältnissen.

2. Kann Galle Fettsäuren binden infolge ihres Gehaltes an kohlensaurem Natron und zwar kann ein Gewichtsteil des sekundären Salzes $2^2/_3$ Gewichtsteile Ölsäure in Natriumoleat verwandeln. Für eine Sodalösung von 0,2%, wie sie etwa dem Alkaligehalt der Galle entspricht, würde dies der Verseifung von ungefähr 0,5% Fettsäure entsprechen. In Wirklichkeit kann natürlich von einer so vollständigen Verseifung nicht die Rede sein, da bei gleichzeitiger Anwesenheit von Fettsäuren und freier Kohlensäure sich beide Säuren an der Bindung des Alkalis beteiligen werden.

3. Noch größer ist die Fettsäuremenge, welche die Galle durch ihre Cholate in Lösung oder lockerer Bindung (?) aufnehmen kann. Moore und Rockwood (1897, J. of P. 21, 58) fanden die von 100 cm^3 Ochsengalle aufgenommenen Mengen von Ölsäuren gleich 4—5%, von Fettsäuren des Schweinesehmalzes 3,5% u. s. f. Noch wesentlich höhere Werte fand Pflüger (1902, A. g. P. 88, 299 und 431), wenn er Galle mit Sodalösung von 1% versetzte. Hierbei sind die Fettsäuren in einer Form in der Galle enthalten, daß sie durch Äther fast vollständig wieder gewonnen werden können.

Endlich hat die Galle eine aktivierende Wirkung auf das fettspaltende Ferment des pankreatischen Saftes (s. u. S. 150).

Der Bauchspeichel.

Über die Absonderungsbedingungen des Bauchspeichels haben sich sichere Ergebnisse erst gewinnen lassen, seitdem die aseptische Operationsmethode in die physiologische Technik Aufnahme gefunden hat. Die zu kurzdauernder Beobachtung angelegten Fisteln des Pankreasganges gaben sehr schwankende Resultate. Heidenhain (1883, Handb. d. Physiol. 5, I, 179) und Pawlow haben andauernde Beobachtungen dadurch ermöglicht, daß sie die Mündung eines der beiden Gänge, gewöhnlich des größeren unteren (Hund), mitsamt dem umliegenden Stück der Darmwand in die Hautwunde transplantierten. Der Versuch war indessen insofern noch unvollkommen, als der nach außen fließende Saft die Haut des Versuchstieres stark anätzte und außerdem die Tiere den Verlust des Saftes und der in ihm enthaltenen Salze auf die Dauer nicht ertrugen und nach einigen Wochen unter Krämpfen und Schwächeerscheinungen eingingen. Durch geeignete Fütterung und Darreichung

von Natriumkarbonat, läßt sich die Erkrankung hinausschieben. In neuerer Zeit haben Pawlow und Babkin diese Übelstände vermieden, indem sie nach Einheilung des Ganges in die Haut nach dem oben erwähnten Verfahren, nachträglich das mittransplantierte Stück des Darmes wieder aussehnitten. Der Gang endigt dann im Grunde einer narbig verengten Öffnung, aus der das Sekret nur ausfließt, wenn eine Kanüle in den Gang eingeschoben wird. Außerhalb der Beobachtungszeit geht der Saft für das Tier nicht verloren, weil er durch den zweiten Gang in den Darm gelangen kann. (Pawlow, 1908, in Tigerstedts Handb. der physiol. Methodik 2, II, 174.)

Das Pankreas ist eine Drüse mit intermittierender Tätigkeit. Die Anregung zur Absonderung wird ihm teils durch Nerven, teils durch das Blut zugeführt. Pawlow und dessen Schüler haben nachgewiesen, daß 1 bis 1,5 Minuten nach Beginn einer Scheinfütterung Bauchspeichel aus der Fistel zu fließen beginnt. Die Anregung gelangt durch den Nervus vagus zu der Drüse und der Erfolg tritt überraschenderweise hier früher auf als in den Magendrüsen. Absonderung kann auch durch Reizung des peripheren Stumpfes des durchschnittenen Vagus, sowie vom Sympathikus aus eingeleitet werden (Pawlow, Arbeit der Verdauungsdrüsen S. 73 und 1907, Handb. d. Physiol. 2, 734 ff.). Neben erregenden Fasern gibt es auch solche, welche die Sekretion hemmen.

Die Absonderung, welche auf dem eben beschriebenen Wege durch eine Art Fernwirkung eingeleitet wird, ist aber von kurzer Dauer; sie kann nur als ein die Verdauung vorbereitender Vorgang aufgefaßt werden. Die hauptsächliche Anregung und Regulierung seiner Tätigkeit empfängt das Pankreas durch die in das Duodenum eintretenden Nahrungsbestandteile. Wasser, Fett und Seifen bewirken in das Duodenum eingeführt eine Absonderung von Bauchspeichel. Weitaus am stärksten wirken jedoch saure Flüssigkeiten, während alkalische Lösungen hemmen (Pawlow, Arbeit der Verdauungsdrüsen S. 147). Der Mechanismus dieser Wirkung besteht darin, daß die in das Duodenum gelangende Säure bei ihrem Eindringen in die Schleimhaut die Entstehung eines Stoffes veranlaßt, der auf dem Wege des Blutes in das Pankreas gelangt und dort die Absonderung hervorruft (Bayliss und Starling, 1902, Proc. R. S. 69, 352; J. of P. 28, 325). Der Erfolg kann auch dadurch erreicht werden, daß man die Schleimhaut des Duodenum oder Jejunum abschabt, mit Säure extrahiert und das neutralisierte Extrakt in das Blut spritzt. Der fragliche Stoff, der als Sekretin bezeichnet wird, ist löslich in Alkohol von 90% und wird durch Kochen nicht zerstört; er ist nicht spezifisch insofern, als die Sekretine aus verschiedenen Wirbeltieren sich gegenseitig vertreten können (Bayliss und Starling 1903, J. of P. 29, 174), dagegen spezifisch insofern als er nur aus der

Schleimhaut des Darms und zwar ausschließlich der höheren Abschnitte) gewonnen werden kann und abgesehen von einer geringen gallentreibenden Wirkung nur das Pankreas erregt. In Alkohol gehärtete und getrocknete Schleimhautstücke enthalten die Vorstufe des Sekretins, das Prosekretin; sie geben auf Behandlung mit Säure eine sehr wirksame Sekretinlösung.

Außer der eben beschriebenen Beziehung zwischen dem Darminhalt und der Absonderung des pankreatischen Saftes, besteht noch die weitere, daß der Saft der Mitwirkung des Darminhaltes bedarf, um seine verdauenden Wirkungen zu entfalten. Der aktivierende Stoff wird als Enterokinase bezeichnet (s. u.).

Der normale Bauchspeichel ist eine farblose, klare Flüssigkeit mit ziemlich wechselndem Gehalt an organischen Bestandteilen, von welchen ein Teil aus Eiweiß besteht, und einem anscheinend ziemlich konstantem Gehalt an Salzen, etwa 0,8%, unter welchen Natriumchlorid und -karbonat überwiegen. Zu dem organischen Bestand des Bauchspeichels gehören eine Anzahl Fermente, die teils im wirksamen Zustande, teils in unwirksamen Vorstufen in ihm enthalten sind. Die Menge und Zusammensetzung des Saftes ist abhängig von der Beschaffenheit der im Darm befindlichen Nahrung, wie namentlich die Versuche aus Pawlows Laboratorium gezeigt haben (Pawlow, 1907, Handb. d. Physiol. 2, 732). Selbst der Gehalt des Saftes an Ferment ist von der Art der Ernährung abhängig (Weinland, 1899 und 1900, Z. f. B. 38, 607; 40, 386).

In Ermanglung des natürlichen Saftes kann die Wirkung des Drüsensekretes studiert werden an einem Extrakt der Drüse, das mit Wasser oder verdünnter Sodalösung hergestellt ist. Die Aktivierung muß hier durch chemische Mittel erfolgen, unter welchen die Behandlung der frischen Drüse mit verdünnter Essigsäure das wirksamste ist (Heidenhain, 1883, Handb. d. Physiol. 5, I. 188). Da Infuse des Pankreas sehr leicht faulen, muß durch antiseptische Mittel das Bakterienwachstum verhindert werden.

Das Eiweiß verdauende Ferment des Pankreas, das Trypsin, wird in inaktiver Form, als sog. Zymogen, hier im besonderen Trypsinogen genannt, von der Drüse abgesondert. Es gewinnt seine Wirksamkeit erst durch Berührung mit der Enterokinase des Darmsaftes. Die Aktivierung hat selbst einen fermentativen Charakter insofern als sehr kleine Mengen Darmsaft genügen um große Mengen Bauchspeichel wirksam zu machen. (Pawlow, 1900, Das Experiment etc., Wiesbaden, S. 15; Lintwarew, 1902, Jhb. f. T. 32, 508; Bayliss und Starling, 1904, J. of P. 30, 61.)

Das Trypsin ist ein Eiweiß spaltendes Ferment, das seine Wirkung in einer alkalischen Lösung von 0,2—0,3% Soda entfaltet. Besonders günstig ist es, wie Schierbeck gezeigt hat, wenn die Flüssigkeit unter einem Kohlensäuredruck steht, durch welchen das ganze Natriumkarbonat in das primäre Salz umgewandelt wird, wozu eine Kohlensäurespannung von 12 mm oder eine Atmosphäre mit 1,6 % Kohlensäure genügt. Schierbeck hat in weiteren Arbeiten gezeigt, daß im Magen schon im nüchternen Zustand eine merkliche Kohlensäurespannung vorhanden ist, die während der Verdauung auf 100 mm Hg und höher steigen kann. Ähnliches dürfte auch für den Darm gelten (Skand. Arch. 1891, 3, 344 u. 437; 1893, 5, 1).

Die Wirkung des Trypsins auf die Eiweißkörper verläuft zunächst ganz so, wie es oben für die Magenverdauung geschildert worden ist. Koaguliertes Eiweiß wird gelöst und das gelöste in Albumosen und Peptone zerlegt; bei gelöstem nativem Eiweiß findet der letztere Vorgang ohne weiteres statt. Hiermit ist jedoch die tryptische Verdauung nicht abgeschlossen, vielmehr treten sehr bald neben den Peptonen Aminosäuren auf und ihre Menge nimmt immer mehr zu, so daß schließlich in der Verdauungsprobe überhaupt keine Stoffe mehr nachgewiesen werden können, welche die für die Peptone charakteristische rote Biuretreaktion geben. Dieses Stadium wird in Verdauungsversuchen, die im Glase angestellt werden, allerdings erst sehr spät erreicht, weil die auftretenden Aminosäuren wahrscheinlich das Ferment binden (Abderhalden, 1909, Lehrb. der physiol. Chem., S. 268). Innerhalb des lebenden Körpers kann die Fermentbindung durch Resorption der entstehenden Aminosäuren vermieden werden und die Verdauung rascher ablaufen. Daß die Aminosäuren im Darm tatsächlich gebildet werden, hat Abderhalden gezeigt, indem er Hunde mit Fleisch fütterte, sie dann zu verschiedener Zeit tötete und den Darminhalt untersuchte. Tyrosin, Tryptophan, Alanin, Leuzin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Lysin, Arginin und Histidin konnten nachgewiesen werden, aber entsprechend der gleichzeitig einsetzenden Resorption nur in geringen Mengen. Eine vollständige Aufspaltung des Eiweiß in Aminosäuren scheint aber nicht stattzufinden (Z. phl. C. 1905, 44, 30).

Ein zweites Ferment der Bauchspeicheldrüse spaltet die neutralen Fette unter Wasseraufnahme in Fettsäuren und Glyzerin. Das Ferment, das den Namen Steapsin oder Lipase führt, ist wahrscheinlich auch nur als Zymogen im frischen Saft vorhanden und wird durch die Galle aktiviert (v. Fürth und Schütz, 1907, B. z. chem. P. u. P. 9, 28). Die Spaltung ist eine sehr intensive, wie namentlich aus den Versuchen von O. Frank hervorgeht (1898, Z. f. B. 36, 568), der eine vollständige Spaltung der verfütterten Ester konstatierte. Durch diese Spaltung werden die Fette in den Verdauungsflüssigkeiten löslich, da Glyzerin

sich in jedem Verhältnis mit Wasser mischt und die Fettsäuren durch die Galle aufgenommen werden können.

Die Kohlehydrate werden von dem Bauchspeichel in derselben Weise wie durch den Mundspeichel gespalten, d. h. es wird die Stärke über die Dextrine in Maltose übergeführt. Das wirkende Ferment wird als Pankreasdiastase oder Amylopsin bezeichnet.

Weitere im Pankreassaft nachgewiesene Fermente sind eine die Maltose spaltende Maltase (Hamburger, 1895, A. g. P. 60, 543), ein Milchzucker spaltendes Ferment, Laktase, hauptsächlich bei säugenden Tieren (Weinland, 1899 und 1900, Z. f. B. 38, 607; 40, 386) ein die Nukleine und Nukleinsäuren lösendes Ferment, Nuklease genannt (Gumlich, 1893, Z. phl. C. 18, 508) u. a. m.

Die Vorstufen des Sekretes bezw. der Fermente sind in der Drüse sichtbar in Gestalt glänzender Körner, die in der Nähe des Lumens zusammengedrängt sind und nach Maßgabe des Verbrauches von den basalen Teilen der Zellen neu gebildet und gegen die Innenzone vorgeschoben werden (vgl. Metzner, 1907, Handb. d. Physiol. 2, 990). Auch in dieser Beziehung ähnelt das Pankreas den Speicheldrüsen des Mundes.

Der Darmsaft.

Die Bedeutung des Darmsaftes für die Aktivierung des Trypsinogens ist bereits oben gewürdigt worden. Er ist außerdem imstande selbst verdauende Wirkungen zu entfalten.

Der Darmsaft ist das Produkt des Darmepithels, besonders der Darmkrypten, deren Zahl im Darm des Hundes von Mall (1887, Leipz. Abh. 14, 163) auf 16 Millionen geschätzt worden ist. Zur Gewinnung von Darmsaft dienen Darmfisteln. Eine Darmschlinge wird unter Schonung ihres Gekröses vom übrigen Darm abgetrennt, die Stümpfe des letzteren vernäht, die Schlinge an dem einen Ende geschlossen, an dem anderen Ende in die Bauchwunde eingeheilt. Die Absonderung ist bei manchen Tieren intermittierend, bei anderen kontinuierlich (Pregl, 1895, A. g. P. 61, 359) aber nach Nahrungsaufnahme verstärkt. Da die isolierte Schlinge selbst an der Verdauung nicht mehr teilnimmt, muß die Anregung von dem Rest des Darmes auf sie übertragen werden. Der Weg, auf dem dies geschieht, ist nicht bekannt. Außerdem kann die Schlinge auch direkt zur Absonderung gebracht werden, sowohl durch chemische wie durch mechanische Reizung. Die abgesonderten Mengen werden für den ganzen Dünndarm unter normalen Verhältnissen auf einige hundert cm^3 in 24 Stunden geschätzt.

Der Darmsaft ist eine farblose oder gelbliche, auf Lackmus alkalisch reagierende Flüssigkeit, im oberen Teil schleimig und gallertig,

im unteren Teil des Darms dünnflüssig und durch Flocken getrübt (Röhmann, 1884, A. g. P. 41, 411; Kutscher und Seemann, 1902, Z. phl. C. 35, 442). Er enthält 1—2% Eiweiß und etwa 1% Salze, vorwiegend Kochsalz und kohlensaures Natron. Es liegen auch Beobachtungen an menschlichen Darmfisteln vor von Tubby und Manning (1891, Guys Hosp. Rep. 48, 271) und Nagano (1902, Mitt. a. d. Grenzgeb. 9, 393).

Infolge seines Gehaltes an kohlensaurem Natron ist der Darmsaft imstande Fettsäuren zu verseifen und dadurch saure Fette zu emulgieren. Eine spaltende Wirkung auf neutrale Fette ist nicht beobachtet. Koagulierte und native Eiweißkörper werden, wenn überhaupt, nur sehr wenig angegriffen, dagegen Peptone rasch in Aminosäuren zerlegt. Das hierbei wirksame Ferment, von O. Cohnheim in der Darmschleimhaut aufgefunden und als Erepsin bezeichnet, scheint indessen nichts für den Darmsaft Spezifisches zu sein, da Vernon aus allen untersuchten Organen peptonspaltende Fermente ausziehen konnte (1905, J. of P. 32, 33). Demnach würde das Erepsin ein endozelluläres oder autolytisches Ferment darstellen, das mit den abgestoßenen Zellen des Darmepithels in den Darminhalt gelangt. Die Wirkung des Darmsaftes auf die Kohlehydrate besteht in einer Spaltung der Disaccharide speziell des Rohrzuckers, der Maltose und des Milchzuckers in die einfachen Zucker, aus denen sie bestehen.

Die Wirkung der genannten Verdauungssäfte auf die in den Darm gelangenden Nahrungsbestandteile ergibt sich am besten aus einer Betrachtung der Beschaffenheit des Darminhaltes, wie er sich am Ende des Dünndarms der Untersuchung darbietet. Gelegenheit hierzu bieten jene Fälle, wo wegen eines Darmverschlusses (meist eingeklemmter Bruch) eine Fistel angelegt werden muß und dieselbe in unmittelbarer Nähe der Ileo-Zökalklappe gelegen ist. Solche Beobachtungen sind mitgeteilt von Maefadyen, Neneki und Sieber (1891, A. e. P. 28, 311), sowie von Ad. Schmidt (1898, Arch. f. Verdauungskrankh. 4, 137), die sich beide auf Darmfisteln beziehen, die ganz nahe am Dickdarm gelegen waren. Bei fünf Mahlzeiten am Tage, war der Ausfluß aus der Fistel ununterbrochen und für die Patienten unbewußt, die tägliche Menge mit der Konsistenz weichselnd zwischen 550 g mit 4,9% festem Rückstand und 230 g mit 11,2% festem Rückstand. Von dem eingeführten Eiweiß (Stickstoff × 6,25) wurde $^1/_7$ wieder gefunden. Die zu einer bestimmten Nahrung gehörigen Stoffe erschienen frühestens in zwei, spätestens in $5^1/_4$ St. in der Fistel, die letzten Reste erschienen nach 9—23 Stunden. Im allgemeinen durcheilt Nahrung mit viel unverdaulichem Ballast schneller den Darm als zum größten Teil resorbierbare. Die Farbe war gelb bis gelbbraun, an der Luft in grün übergehend.

Die Spaltungsprodukte des Eiweiß waren stets nur in geringen Mengen vorhanden, zuweilen fehlend. Unverdautes Eiweiß (wahrscheinlich aus den Sekreten stammend, und ungelöste Nahrungsbestandteile (Muskelfasern, Stärkekörner, Zellulose, Darmepithelien etc.) stets vorhanden, ebenso Fett. Zucker ist zuweilen gefunden, in anderen Fällen aber auch vermißt worden. Die Reaktion war stets sauer von organischen Säuren, von welchen u. a. Essigsäure, Buttersäure, Milchsäure nachgewiesen wurden. Die Säuerung betrug, auf Essigsäure bezogen, etwa 1 p. M. Die Existenz einer sauren Gärung wurde durch den Geruch des Fistelkotes, an frisches Brot erinnernd, durch Nachgärung und durch Kulturen sichergestellt. Fäulnisprozesse fehlten oder waren nur angedeutet.

Diese Beobachtungen an Menschen werden durch eine große Zahl von Versuchen an Tieren gestützt, welche von Schmidt-Mülheim (A. f. P. 1879, 39), Kutscher und Seemann (1902, Z. phl. C. **34**, 528; **35**, 432; 1906 ebenda **49**, 297), Abderhalden (1905 ebenda **44**, 30) ausgeführt wurden und welche ergaben, daß die Spaltungsprodukte der Nahrungsstoffe nur in den oberen Darmabschnitten in größerer Menge, in den unteren spärlich oder gar nicht anzutreffen sind.

Die Verdauung im Dickdarm.

Die Absonderung des Dickdarms, die durch Fisteln studiert werden kann, ist spärlich und liefert eine neutrale, wasserhelle, geruchlose, schleimige Flüssigkeit, die keine verdauende Eigenschaften besitzt (Klug und Korcek, A. f. P. 1883, 463). Sie hat offenbar nur die Bedeutung eines Gleit- und Schmiermittels. Trotzdem ist die Umwandlung des Inhalts im Dickdarm noch eine sehr eingreifende, weil die aus dem Dünndarm und dessen Drüsen stammenden Fermente dort ihre Arbeit fortsetzen und weil auch die bakteriellen Zersetzungen ziemlich lebhaft sind. Im Vordergrunde steht hierbei die saure Gärung, durch welche nicht nur den Verdauungsfermenten zugängliche Kohlehydrate zerlegt sondern auch die Zellulose aufgeschlossen wird. Dieser Vorgang spielt besonders in der Verdauung der Pflanzenfresser eine große Rolle, er wird dort z. T. schon im Magen eingeleitet und dann in dem sehr langen und geräumigen Blinddarm fortgesetzt (Tappeiner, 1884, Z. f. B. 20, 52). Unterstützend wirkt hierbei der lange Aufenthalt der Nahrungsmassen in diesen Darmabschnitten. Die saure Reaktion der Gärprodukte ist auch der Hauptgrund für die meist nur geringfügigen Fäulniserscheinungen. Die denselben eigentümlichen Prozesse bestehen teils in hydrolytischen Spaltungen nach Art der durch die Verdauungsfermente bewirkten, teils in der Abbröckelung einzelner Atomgruppen

wie Desamidierung, Abspaltung von Kohlensäure u. dgl. mehr (Ellinger, 1907, E. d. P. 6, 29). Von den hierbei entstehenden Produkten sind besonders eharakteristiseh Indol und Skatol oder Methylindol, beide mit exquisit fäkalem Geruch. Ferner entstehen aromatisehe Säuren wie Phenol, Phenylpropionsäure, Paraoxyphenylpropionsäure, Indolpropionsäure u. a. m., und als Repräsentanten des Eiweißsehwefels Methylmerkaptan und Sehwefelwasserstoff.

Neben der Umwandlung des Inhaltes geht die Resorption einher, wodureh eine große Zahl löslieher Produkte vor allem aueh das Wasser aufgenommen wird. Der Wassergehalt normalen mensehlichen Kotes ist etwa 75% (Berzelius, s. Gorup-Besanez, 1878, Physiol. Chemie, 545). Auffallend ist der geringe Gehalt des Kotes an leieht lösliehen Salzen, während er relativ reieh an Kalk, Magnesia und Phosphorsäure ist. Dies weist darauf hin, daß der Darm nieht nur ein Organ für Verdauung und Aufsaugung, sondern aueh für Absonderungen ist. Für die Gallenfarbstoffe ist dies sehon oben erwähnt worden und gleiehes ist aueh für das Cholesterin der Galle anzunehmen, Die Ausscheidung von Eisen ist dureh Quineke und Hoehhaus (1896, A. e. P. 37, 159), von Kalk dureh Fr. Müller (1884, Z. f. B. 20, 327) und F. Voit (1893, ebenda 29, 325) naehgewiesen worden. Aueh der Kot muß zum Teil als eine Abseheidung des Darmes aufgefaßt werden, weil die Bildung desselben, wenn aueh in verringertem Maße, weitergeht, wenn die Nahrung entzogen wird (Hungerkot, Fr. Müller a. a. O.). Als Hungerkot ist das Kindspeeh aufzufassen. In isolierten Darmsehlingen findet Kotbildung statt (Hermann, 1890, A. g. P. 46, 93; Fr. Voit a. a. O.).

Die Darmbewegungen.

Die oben angeführten Beobaehtungen an Darmfisteln, die am unteren Ende des Dünndarms gelegen waren, haben gelehrt, daß die ersten Fraktionen einer Mahlzeit frühestens naeh zwei Stunden und spätestens naeh fünf Stunden den Dünndarm passiert haben. Bei einer Länge des mensehliehen Dünndarms von etwa 6 m gibt dies eine Gesehwindigkeit von 5—2 em/min. Die Gesehwindigkeit ist abhängig von dem Volum und der Konsistenz des Inhaltes. Am sehnellsten gehen Knoehen dureh den Darm (Fr. Müller, 1884, Z. f. B. 20, 327).

Am Darme sind zwei Bewegungsarten zu unterseheiden: die Pendelbewegung, und die Peristaltik. Beide Bewegungsarten sind aueh am ausgesehnittenen Darm zu beobaehten, wenn für Sauerstoffzufuhr Sorge getragen wird.

Die Pendelbewegung ist nur dem Dünndarm und dem proximalen Absehnitt des Dickdarms eigentümlich. Im Dünndarm besteht sie aus einer regelmäßigen Folge von Kontraktionen, die sich mit einer Geschwindigkeit von 2—5 em/sek. über die Länge des Darmes ausbreiten. Sie können sowohl am ventrikulären wie am zökalen Ende entstehen, von wo sie sieh über den Darm ausbreiten. Die Fortpflanzung kann somit in beiden Richtungen gesehehen. Läßt man die Änderungen des Abstandes zweier benachbarter Punkte der Darmoberfläehe dureh geeignete Vorriehtungen verzeiehnen, wie dies Bayliss und Starling getan haben (1899 und 1901, J. of P. 24, 99 und 26, 125), so erhält man regelmäßige Pulsationen, an denen sowohl die Längs- wie die Ringmuskulatur Anteil haben. Die Wirkung auf den Inhalt besteht in einer sehr innigen Mischung und einer beständig erneuerten Ausbreitung über die Fläehe der Sehleimhaut (Cannon, 1902, Am. J. of P. 6, 251). Diese Bewegungsart ist ungemein ausdauernd und geht stundenlang unverändert fort. Sie wird aber bald da bald dort gestört dureh den zweiten Bewegungsmodus, der zeitlieh und örtlieh begrenzt, dafür aber viel kräftiger ist.

Die Peristaltik ist eine durch einen örtlichen Reiz bedingte und nur in der Gegend des Reizes auftretende Bewegungsform. Am wirksamsten zur Auslösung ist die Dehnung der Darmwand dureh Inhaltsmassen. Der Erfolg besteht in einer Kontraktion der Muskulatur oral von der gereizten Stelle und in einer Erschlaffung (Bayliss und Starling a. a. O.) anal von ihr. Die Kontraktion schreitet häufig von der Stelle, wo sie zuerst entstand, noch ein Stück weit oral weiter und bleibt dort einige Zeit stehen; dann aber rückt sie langsam gegen die reizende Inhaltsmasse vor und drückt dieselbe in den ersehlafften Darmabschnitt. Der ganze eben beschriebene Bewegungsvorgang verläuft relativ träge und ist mit der Dislokation des Darminhaltes abgeschlossen. Es bedarf dann wieder längerer Zeit, bis die Inhaltsmasse von der neuen Stelle aus denselben Bewegungszyklus in Gang setzt, der sieh jetzt natürlieh an etwas tiefer liegenden Darmquerschnitten abspielt. Es ist daher begreiflich, daß es Stunden dauert, bis eine Dosis Speisebrei, welche durch den Pförtner des Magens in den Darm geschoben wird, an das Ende des Dünndarms gelangt und daß voluminöse d. h. stark reizende Massen (z. B. Pflanzenkost) rascher befördert werden. Die Peristaltik ist im Gegensatz zu den Pendelbewegungen nieht umkehrbar. Wird eine Darmsehlinge abgetrennt und verkehrt wieder eingeheilt (Gegensehaltung), so treffen an der oralen Nahtstelle die entgegengesetzt geriehteten peristaltischen Transporte zusammen und führen bei voluminöser Nahrung zu den Erseheinungen des Darmverschlusses (Prutz und Ellinger, 1902 und 1904, Arch. f. kl. Chir. 67, 964, 72, 415).

Wie die Fortdauer der Darmbewegungen am isolierten Darm lehrt,

sind diese Bewegungen nicht durch die zuführenden Nerven bedingt; doch werden sie sowohl durch den Vagus wie durch den Sympathikus modifiziert, von letzterem namentlich gehemmt. Die Auslösung und Regulierung der Bewegungen muß durch das eigene Nervensystem des Darmes geschehen und Magnus hat gezeigt, daß die Pendelbewegungen von der Erhaltung des Auerbachschen Nervenplexus abhängig sind, der zwischen den beiden Muskelschichten liegt (1904, A. g. P. 102, 349). Der nervöse Apparat für die Peristaltik ist noch nicht bekannt. Durch Kokain, Nikotin oder Muskarin kann derselbe gelähmt werden, während die Pendelbewegungen fortbestehen (Bayliss und Starling a. a. O.).

Die Bewegungen des Dickdarms sind örtlich und auch zeitlich verschieden. Im absteigenden Kolon gibt es anscheinend nur eine anal gerichtete Peristaltik, wodurch die eingedickten Kotmassen in das Rektum und weiterhin unter Mitwirkung der quergestreiften Perinealmuskulatur nach außen gedrängt werden. In dem proximalen Teil des Dickdarms ist die vorherrschende Bewegung eine Folge von Kontraktionswellen, welche irgendwo im aufsteigenden oder Querkolon beginnen und gegen das Zökum fortschreiten (Cannon, 1902, Am. J. of. P. 6, 264). Die Bewegung wird gewöhnlich als Antiperistaltik bezeichnet, doch muß hervorgehoben werden, daß sie von der Peristaltik des Dünndarms nicht nur durch ihre Fortpflanzungsrichtung verschieden ist und daß sie am meisten ähnelt der Bewegungsform der rechten Magenhälfte. Die Kontraktionen treten in regelmäßiger Folge, etwa 11 in 2 Minuten auf und ziehen hintereinander in oraler Richtung gegen die Ileozökalklappe. Von Zeit zu Zeit wird der Rhythmus unterbrochen durch eine Pause, die eine Viertelstunde und länger dauern kann, worauf wieder eine Bewegungsperiode von fünf Minuten erfolgt. Die Wirkung dieser Bewegungsform, die stundenlang dauern kann, besteht in einer innigen Durchmischung des Dickdarminhaltes und in einem Zusammendrängen desselben im Zökum, während ein Rücktritt der Massen in den Dünndarm durch die Kontraktion des ileozökalen Sphinkters verhindert wird (Elliot und Barclay-Smith, 1904, J. of P. 31, 272). Neben den gegenläufigen Wellen sind tonische, d. h. langdauernde, ihren Ort nicht wechselnde Kontraktionen des Zökums und aufsteigenden Kolons beobachtet, durch welche der Darminhalt in analer Richtung weitergedrängt wird. Ist endlich der proximale Teil des Kolons ganz erfüllt, so erscheinen am Ende des Querkolons Einschnürungen, wodurch Kotballen abgesetzt und in das absteigende Kolon weiterbefördert werden.

Der Abschluß des Dickdarms gegen den Dünndarm ist abhängig von der Muskulatur der Ileozökalklappe, welche die Rolle eines Pförtners

spielt. Unter gewissen Umständen (z. B. bei voluminösen Einläufen in das Kolon) erschlafft der unter der Herrschaft des Splanchnicus stehende Sphinkter, so daß der Dickdarminhalt durch die gegenläufigen Kontraktionswellen ein Stück weit in den Dünndarm hinaufgetrieben werden kann. Durch diesen Vorgang sowie durch die Pendelbewegung des Dünndarms erklärt sich wahrscheinlich der von Grützner beobachtete Transport von Darminhalt in der Richtung gegen den Magen (1898, A. g. P. 71, 492; Hemmeter, 1902, Arch. f. Verdauungskr. 8, 59).

Siebenter Teil.

Resorption, Assimilation, innere Sekretion.

Die Untersuchung des Darminhaltes besonders im Dickdarm ergibt, daß nicht nur Wasser, sondern auch ein großer Teil des Trockenrückstandes aus dem Lumen des Darmes verschwindet und in den Bestand des Körpers aufgenommen wird. Der Trockenrückstand des Kotes verhält sich zu dem der Nahrung im Durchschnitt wie 1:20. Es wird zweckmäßig sein, vor der Erörterung über die Kräfte, durch welche die Aufsaugung zu stande kommt, erst die Tatsachen näher kennen zu lernen, die über die Aufnahme der einzelnen Nahrungsstoffe bisher ermittelt worden sind.

Aufnahme der Fette.

Die anatomische Frage nach den Wegen, auf welchen die Aufnahme geschieht, läßt sich am leichtesten für das Fett beantworten, genau genommen allerdings nur für einen Teil des aufgenommenen Fettes. In dem Abschnitt über Verdauung ist geschildert worden, daß Magensaft und Bauchspeichel durch ihre Lipasen auf das Fett der Nahrung spaltend einwirken. Die Spaltbarkeit des Fettes scheint eine notwendige Bedingung für seine Resorbierbarkeit zu sein, denn Connstein (A. f. P. 1899, 30) fand das den Triglyzeriden sonst sehr ähnliche Lanolin, das durch die Lipasen des Darms nicht gespalten wird, nicht resorbierbar. Die Spaltung des Fettes ist praktisch eine vollkommene, wie neben verschiedenen anderen Beobachtungen hauptsächlich die Versuche von O. Frank (1898, Z. f. B. 36 568) ergeben haben. Es ist ferner von Moore und Rockwood (1897, J. of P. 21, 58) sowie von Pflüger gezeigt worden (1901, A. g. P. 86, 33), daß Galle bei Anwesenheit von Seifen verhältnismäßig große Mengen von Fettsäuren lösen

kann. Berücksichtigt man weiter, daß durch Zugabe von Fett der Aufenthalt der Nahrung im Magen stets verzögert wird und daß das Fett zugleich gallentreibend wirkt, so trifft auf die Volumeinheit sauren Mageninhaltes bei fetthaltiger Nahrung eine größere Gallenmenge als bei magerer. Es sind also in der Tat die Bedingungen gegeben, sowohl für die Spaltung des Fettes als auch für die Lösung der dabei entstehenden Fettsäuren.

Untersucht man die Eingeweide eines in der Verdauung getöteten Tieres, so findet man die Lymphgefäße des Darmes bis zu ihrem Eintritt in die an der Wurzel des Mesenteriums gelegenen Lymphdrüsen mit einer weißen Flüssigkeit injiziert. Mit gleicher Füllung sieht man die Vasa efferentia der Drüsen nach der Cysterna chyli ziehen und kann auch den Milchbrustgang als einen weißen Strang bis hinauf in die Halsgegend verfolgen, wo er sich in die großen Venen einsenkt. Hat man dem Tiere Blut entzogen und dasselbe ungeronnen oder defribiniert ausgeschleudert, so findet man das Plasma bezw. das Serum milchig getrübt und häufig an der Oberfläche von einer feinen Rahmschicht bedeckt. Die Extraktion mit Äther lehrt, daß die Trübung sowohl im Falle des Blutes wie der Lymphe von fein verteiltem Fett herrührt. Das Fett ist im wesentlichen Neutralfett (J. Munk, 1880, A. p. A. 80, 10), gleichgültig, ob solches oder Fettsäuren oder Seifen gefüttert worden sind. Gibt man dem Tiere die Fettsäuren als Äthylester, so finden sich im Chylus nicht diese sondern die Glyzeride (O. Frank a. a. O.).

Der Vorgang der Fettaufnahme stellt sich somit als eine Spaltung dar, der unmittelbar die Synthese nachfolgt. Der Zustand der Gespaltenheit, der mit der Wasserlöslichkeit bezw. Gallenlöslichkeit zusammenfällt, hat offenbar nur Bedeutung für die Dauer des Übertrittes aus dem Darmlumen in die Lymphbahn. Einmal dort angelangt, ist die Löslichkeit zunächst nicht mehr erforderlich, da der Transport durch den Körper auch in Form des feinen Fettstaubes geschehen kann.

Die Aufnahme des Fettes in gespaltenem und gelöstem Zustande und die Weiterlieferung desselben in fein verteiltem Zustande an die Lymphräume ist eine Leistung des Epithels der Schleimhaut. Die Tätigkeit desselben bei der Fettaufnahme geht hervor aus den morphologischen Veränderungen, die die Epithelien während der Fettverdauung aufweisen. Die mikroskopische Untersuchung läßt erkennen, daß die im Protoplasma der Zellen vorhandenen Körner oder Granula sich in der Verdauungszeit mit einer Substanz beladen, die mit Osmium schwärzbar ist. Die Körner nehmen dabei ansehnlich an Größe zu, um in den späteren Stunden der Verdauungszeit wieder allmählich abzuschwellen (Krehl, A. f. P. 1890, 97). Da sowohl Ölsäure wie Triolein durch Osmium geschwärzt werden, so gibt der Versuch keine Auskunft über die Form, in welcher die Aufstapelung des Fettes bezw. der Fettsäuren

in den Zellen erfolgt. Daß sie aber an der Aufnahme beteiligt sind, kann nicht bezweifelt werden.

Es muß indessen ausdrücklich bemerkt werden, daß die Lymphbahn nicht den einzigen Abzugsweg aus dem Darm für das Fett darstellt, ja daß nicht einmal der größte Teil des Fettes diesen Weg geht (v. Walther, A. f. P. 1890, 328; O. Frank, ebenda 1892, 497 und 1894, 297). Selbst nach Unterbindung des Milchbrustganges findet noch eine erhebliche Resorption von Fett statt, wenn auch die Ausnutzung nicht so gut ist als unter normalen Bedingungen. Welcher Weg von dem Rest des aufgenommenen Fettes eingeschlagen wird, konnte bisher nicht festgestellt werden.

Die Aufnahme der Kohlehydrate

wird wie die der Fette durch ihre Spaltung vorbereitet. Die Stärke wird durch die Diastase des Mund- und Bauchspeichels in Maltose und diese sowie der Milchzucker durch die Fermente des Pankreas und des Darmsaftes in die entsprechenden Hexosen zerlegt. Die Inversion des Rohrzuckers geschieht teils im Magen durch die Salzsäure, teils im Darm durch Fermentwirkung. Die Spaltung muß ein vollständige oder fast vollständige sein, denn Stärke kann nicht resorbiert werden und selbst Disaccharide werden nur schwierig aufgenommen. Dies ist namentlich für den Milchzucker durch die Versuche von Weinland nachgewiesen (1899, Z. f. B. 38, 16). Das Kind und ebenso junge Tiere, deren Darm den Milchzucker zu spalten vermag, resorbieren ihn leicht und verwerten ihn in später zu erörternder Weise. Beim Erwachsenen und ebenso bei den meisten ausgewachsenen Säugetieren entbehrt der Darm des Vermögens den Milchzucker zu spalten und demgemäß wird er auch nicht aufgenommen. Die Spaltung ist aber nicht nur für die Resorption, sondern auch für die Verwertung der Zucker im Organismus von ausschlaggebender Bedeutung. Dies zeigte F. Voit, indem er verschiedene Kohlehydrate subkutan einführte (1897, D. Arch. f. kl. Med. 58, 523). Von den Monosacchariden wurden Glukose, Fruktose und Galaktose selbst in größeren Mengen leicht verwertet und nur in Spuren durch den Harn ausgeschieden; von den Disacchariden wurde nur die Maltose vollständig zurückgehalten, während Rohrzucker und Milchzucker fast quantitativ in den Harn übergingen.

Der von dem Darm aufgenommene Zucker erscheint nur zum kleinsten Teil im Chylus. v. Mering (A. f. P. 1877, 379) konnte bei Hunden während der Verdauungszeit überhaupt keine deutliche Zunahme der Zuckerkonzentration im Chylus finden. Munk und Rosenstein (A. f. P. 1890, 376), welche den Ausfluß aus einer menschlichen Lymphfistel untersuchten, gewannen nur etwa 1% der genossenen Kohle-

hydrate als Zucker wieder. Dagegen fand v. Mering den Zuckergehalt des Pfortaderblutes deutlich vermehrt, so daß wohl nicht zu zweifeln ist, daß der größte Teil des Zuckers auf diesem Wege aus dem Darm abgeführt wird. Die Versuche von v. Mering haben weiter ergeben, daß die Erhöhung des Zuckergehaltes im Blute der Lebervene nicht mehr nachweisbar ist, daß also der Zucker in der Leber verschwindet. In der Tat wird derselbe in Gestalt eines Polysaccharids gespeichert, das von Cl. Bernard (1857, C. R. 44, 578) und Hensen (1857, A. p. A. 11, 395) gleichzeitig entdeckt und als Glykogen bezeichnet worden ist.

Tötet man zwei ursprünglich gleichschwere Kaninchen, von denen das eine während einer Woche gehungert hatte, das andere dagegen auf zuckerreiches Futter gesetzt war, so findet man die Leber des Hungertieres klein, dunkel gefärbt, schlaff und leicht, die des gefütterten dagegen groß und schwer, prall und brüchig und dabei von auffällig heller, graugelber Farbe. Diese Unterschiede beruhen zu einem Teil auf verschiedenem Wassergehalt (vgl. Rob. Fischer, Diss., Würzburg, 1895), hauptsächlich aber auf der Anwesenheit reichlicher Mengen von Glykogen in der Leber des gefütterten Tieres.

Zur Gewinnung dieses Stoffes zerkleinert man die dem getöteten Tier möglichst rasch entnommene Leber, zieht sie mit siedendem Wasser aus, befreit das Extrakt von Eiweiß und filtriert. Man erhält eine Flüssigkeit von gelblicher Farbe, von eigentümlich trüber, opalisierender, bei hoher Konzentration milchiger Beschaffenheit, aus der der fragliche Stoff durch Zusatz von Alkohol ausgefällt werden kann.

Möglichst gereinigt und getrocknet, stellt das Glykogen ein schneeweißes lockeres Pulver dar, das die Zusammensetzung und Eigenschaften eines Kohlehydrates besitzt. Wegen seiner Ähnlichkeit mit der pflanzlichen Stärke wird es auch als tierische Stärke bezeichnet. Glykogen löst sich in kaltem Wasser, aber nicht klar, sondern mit der eben erwähnten opalisierenden oder milchigen Trübung. Die empirische Zusammensetzung wird auf Grund der Elementaranalyse ausgedrückt durch die Formel $C_6H_{10}O_5$, welche indessen noch mit einem Faktor, wahrscheinlich der Zahl 6 multipliziert werden muß, um der Molekulargröße der Verbindung Rechnung zu tragen. Wie Stärke und manche Dextrine wird auch das Glykogen durch Jod gefärbt mit einer je nach dem Kochsalzgehalt der Lösung zwischen rot und braun liegenden Farbe. Durch Kochen mit verdünnten Säuren wird das Glykogen in Maltose und schließlich in Dextrose übergeführt. Durch den Speichel wird das Glykogen in Maltose verwandelt.

Das Glykogen findet sich nicht nur in der Leber, sondern auch in den Muskeln, doch stets in viel geringerer Menge. Während in der Leber der Säugetiere 10% und mehr gefunden werden können, enthalten

die Muskeln wenige Prozente, zuweilen auch nur Bruchteile eines solchen (vgl. Böhm, 1880, A. g. P. 23, 51; Aldehoff, 1888, Z. f. B. 25, 162). Zieht man indessen die Gesamtmasse der Körpermuskulatur in Betracht, so dürfte in ihr eine ungefähr ebenso große Menge Glykogen enthalten sein, wie in der Leber. Kleine Mengen Glykogen finden sich in sehr vielen Zellen; besonders reich an diesem Stoffe sind im Wachstum begriffene Gewebe.

Der Gehalt der Leber an Glykogen ist in hohem Maße von der Ernährung abhängig. Es verschwindet zum größten Teil nach längerem Hungern, während es durch eine kohlehydratreiche Kost in großer Menge zum Ansatz gebracht werden kann. Von den Zuckerarten sind nicht alle gleich wirksam; am meisten Traubenzucker, Maltose und Rohrzucker, wenig oder gar nicht Milchzucker, entsprechend der geringen Resorbierbarkeit. Lävulose wirkt so gut wie Dextrose, obwohl Glykogen nur aus Dextrose besteht. Die Umwandlung der Konstitution des Moleküls scheint demnach leicht von statten zu gehen (vgl. C. Voit, 1892, Z. f. B. 28, 245; Fr. Voit, 1892, ebenda 29, 129). Man vergleiche hierzu die von Lobry de Bruyn entdeckte gegenseitige Umlagerung der Monosaccharide unter der Wirkung von Hydroxylionen (1895, B. D. C. G. 28, 3078). Die Glykogenbildung aus Eiweiß kann als sehr wahrscheinlich betrachtet werden (vgl. Weinland, 1907, Handb. der Physiol. 2, 440), doch ist sie viel weniger reichlich als nach Kohlehydratfütterung.

Die Aufnahme der Eiweißkörper

wird eingeleitet durch die Spaltungen, welche dieselben durch den Magensaft und den Bauchspeichel erfahren und weiterhin durch das Erepsin der Darmschleimhaut, sei es daß dieses in das Darmlumen abgeschieden wird oder innerhalb der Zellen der Schleimhaut auf die durchtretenden Stoffe einwirkt. Es ist somit wahrscheinlich, daß das Eiweiß weitgehend, wohl bis zu abiureten Produkten, aufgespalten der Aufsaugung unterliegt. Eine notwendige Vorbereitung scheint die Spaltung allerdings nicht zu sein, denn durch zahlreiche Versuche (Voit und Bauer, 1869, Z. f. B. 5, 536; Heidenhain, 1894, A. g. P. 56, 579; E. W. Reid, 1900, Phil. Trans. B. 192, 211) muß die Möglichkeit einer Aufnahme von nativem Eiweiß als nachgewiesen gelten. Der Vorgang ist indessen unzweckmässig, weil nur arteigenes Eiweiß vom Körper verwertet werden kann; das artfremde wird durch den Harn bezw. durch die Galle (Gürber und Hallauer, 1904, Z. f. B. 45, 372) ausgeschieden; es regt ferner Präzipitinbildung an. Die Verwertung des Nahrungseiweiß setzt somit Spaltung im Darm und Wiederaufbau nach der Aufsaugung voraus und es frägt sich nur, wo der Aufbau des arteigenen Eiweiß stattfindet.

Die Beobachtung von Salvioli (A. f. P. 1880, 95) und Hofmeister (1885—1887, A. e. P. 19, 1; 20, 291; 22, 306), daß die Peptone im Darm verschwinden, kann nicht mehr als Beweis für eine Synthese gelten, seitdem die Fähigkeit des Darms diese Stoffe weitgehend zu spalten erkannt ist. Anderseits ist freilich das weitere Schicksal dieser Spaltungsprodukte nicht bekannt. Die Lymphe kann als Abzugsweg für dieselben kaum in Betracht kommen, denn Schmidt-Mühlheim fand nach Unterbindung des Milchbrustganges die Stauungserscheinungen nur bei Fettfütterung stark ausgeprägt, nicht bei fettfreier Kost. Es zeigte sich ferner, „daß nach völliger Absperrung des Chylus von der Blutbahn die Verdauung und die Aufsaugung der Eiweißkörper, sowie deren Umwandlung in Harnstoff in demselben Umfange wie bei offenen Chyluswegen stattfindet" (A. f. P. 1877, 549). Im gleichen Sinne sprechen auch die Beobachtungen von I. Munk und Rosenstein an einem Mädchen mit Lymphfistel (A. f. P. 1890, 379), in welchen sie während der Zeit der Eiweißverdauung weder die Menge noch den Eiweißgehalt des Chylus vermehrt fanden.

Über die Anwesenheit von Aminosäuren im Blute lauten die Nachrichten widersprechend. Kutscher und Seemann (1904, Z. phl. C. 34, 529) konnten sie dort nicht finden, während neuerdings Bingel die Anwesenheit von Glykokoll im normalen lebensfrischen Blute in anscheinend nicht ganz geringen Mengen nachgewiesen hat (1909, ebenda 57, 382). Ob dieselben mit Verdauungsvorgängen in Beziehung stehen ist nicht untersucht. Kutscher und Seemann erwägen auch die Möglichkeit, daß die Aminosäuren mit anderen Blutbestandteilen Bindungen eingehen.

Endlich ist zu berücksichtigen, daß das Schicksal des resorbierten Eiweiß kein einheitliches ist. Im ausgewachsenen Individuum ist der Bedarf an assimilierbarem Eiweiß sehr gering. Alles Eiweiß, das darüber hinaus von Darme aufgenommen wird, wird desamidiert und das hierdurch resultierende Ammoniak teils als solches, zumeist aber als Harnstoff ausgeschieden. In dieser Richtung ist die Tatsache von Bedeutung, daß Nencki und Zaleski (1901, Z. phl. C. 33, 206) im Blut der Pfortader 3—4 mal mehr Ammoniak fanden, als im arteriellen Blute. Auf diese Weise können erhebliche Mengen von Ammoniak aus dem Darm abgeführt werden, welche dann in der Leber in Harnstoff verwandelt werden (s. u.). Diese Vorstellung von der Resorption der stickstoffhaltigen Nahrungsbestandteile, die insbesondere von Folin vertreten wird (1905, Am. J. of P. 13, 117), führt zu der etwas fremdartigen Folgerung, daß nicht die einzelnen Zellen darüber zu bestimmen haben, wieviel von dem aufgenommenen und ihnen zugeführten Eiweiß assimiliert und wieviel desamidiert werden soll, sondern daß dies bereits im Darm endgültig entschieden

wird. Es wäre denkbar, daß der Darm entweder auf nervösen Bahnen oder durch eine besondere Blutbeschaffenheit veranlaßt wird, den Geweben in der ihren Bedürfnissen entsprechenden Weise vorzuarbeiten. Jedenfalls müssen verwickelte Beziehungen zwischen dem Darm und den übrigen Körperteilen angenommen werden, wenn die Resorption des Eiweiß in der angedeuteten Weise verlaufen soll.

Überblickt man die Gesamtheit der über den Vorgang der Resorption bisher festgestellten Tatsachen, so ergibt sich als gemeinsames Kennzeichen die Spaltung der Nahrungsstoffe in wasser- oder gallenlösliche Produkte, die entweder als solche oder unter gleichzeitiger Umwandlung in das Blut, bezw. in die Lymphe übergeführt werden. Die Überführung ist eine Arbeitsleistung des Darms, die nur möglich ist, solange sein Epithel ungeschädigt bleibt. Man wird also den Sitz der aufsaugenden Kräfte in diesen Zellen zu suchen haben. Daneben gibt es aber auch Stoffwanderungen durch Diffusion und Osmose. Der Ausgleich der Konzentrationen zwischen Blut und Lymphe findet im Gewebe der Darmschleimhaut vermutlich nur durch Diffusion statt.

Die den Darmepithelien eigentümliche Triebkraft erhellt am besten aus den Versuchen von Heidenhain (1894, A. g. P. 56, 579). Er brachte Hundeserum in die abgeschlossene Darmschlinge eines Hundes und sah das Flüssigkeitsvolum rasch abnehmen, obwohl keinerlei Konzentrationsdifferenzen gegenüber dem Blutplasma vorhanden sein konnten. Selbst an ausgeschnittenen Darmstücken läßt sich durch kurze Zeit ein von innen nach außen gerichteter Flüssigkeitstransport nachweisen (Cohnheim, 1899, Z. f. B. 20, 418; E. W. Reid, 1901, J. of P. 26, 436). Ein weiterer lehrreicher Versuch Heidenhains bestand in der Einführung einer Kochsalzlösung von 0,3% in eine abgebundene Darmschlinge. Nach einer Viertelstunde waren $^2/_3$ der Flüssigkeit und mehr als die Hälfte des Salzes aus dem Darm verschwunden, obwohl zu Ende der Versuchs die Salzkonzentration noch immer niedriger war als im Blut. Durch Diffusion hätte das Salz in umgekehrter Richtung wandern müssen. Es ist sehr wahrscheinlich, wenn gleich noch nicht bewiesen, daß durch dieselbe Triebkraft auch die Spaltprodukte der Nahrungsstoffe in die Schleimhaut aufgesogen werden. Für die Aufnahme des Wassers sind dagegen, wie Overton ausführt (1907, Handb. der Physiol. 2, 886), die osmotischen Kräfte des Blutes vermutlich selbst dann ausreichend, wenn hypertonische Lösungen resorbiert werden.

Die Assimilation.

Durch die Aufnahme der Nahrungsstoffe bezw. deren Spaltungsprodukte in die Säfte des Körpers wird ihre weitere Verwertung ermöglicht, die darin besteht, daß sie entweder oxydiert oder zu komplizierteren Molekülen aufgebaut werden. Letzteren Vorgang bezeichnet man als Assimilation. Die Synthese des neutralen Chylusfettes aus Fettsäuren und Glyzerin, die Bildung des Glykogens aus Traubenzucker und einigen anderen Hexosen sind Beispiele für diese Tätigkeit des Organismus. Die beiden genannten Produkte sind Vorratsstoffe des Körpers und sind daher ziemlich stabile und verhältnismäßig einfach gebaute Verbindungen. Eine weitere Aufgabe der Assimilation ist die Bildung der lebenswichtigen Zellbestandteile, die häufig unter dem Sammelnamen Protoplasma zusammengefaßt werden. Der Vorgang findet in ausgiebiger Weise beim wachsenden Organismus statt; aber auch das ausgewachsene Individuum kann der Neubildung nicht entraten, weil beständig Zellen zugrunde gehen. Um zu ermessen welch' verwickelte Aufgaben hier zu erfüllen sind, braucht nur an die Keimstoffe erinnert zu werden, die nicht nur Eigentümlichkeiten der Art, sondern sogar des Individuums auf die Nachkommen übertragen. Es steht außer Zweifel, daß bei den Neubildungen den Eiweißkörpern eine sehr wichtige Rolle zufällt, ohne daß sie deshalb mehr sind als Bausteine unbekannter, höchst komplizierter Verbindungen.

Wie die Keimdrüsen, so hat auch jedes andere Organ des Körpers, überhaupt jede Gewebsart, einen besonderen, von den anderen verschiedenen Stoffwechsel. Dies geht am deutlichsten hervor aus der Existenz von Produkten, die nur an bestimmten Orten des Körpers gebildet werden. Beispiele hierfür bieten die Fermente des Verdauungkanales, sowie die nur in der Leber entstehenden Gallensäuren. Hierher gehört ferner das Sekretin, das unter der Einwirkung des sauren Darminhaltes in der Duodenalschleimhaut entsteht, durch das Blut der Bauchspeicheldrüse zugeführt wird und dort die Absonderung hervorruft.

Dem letzteren Stoffe schließen sich eine Reihe weiterer an, denen gemeinsam ist, daß sie nur an gewissen beschränkten Stellen des Körpers entstehen, von dort auf dem Wege des Blutes anderen Organen oder Geweben zugeführt werden, wo sie ihre Wirkungen entfalten. Die Stoffe werden als Hormone (Erweeker) und die Fernwirkung vielfach als innere Sekretion oder auch als chemischer Reflex bezeichnet. Einige dieser Stoffe sind von so einschneidender Bedeutung für die Funktion der Organe, daß ohne sie das Leben nicht erhalten werden kann.

Das bestbekannte Produkt dieser Art ist das Adrenalin, das in der Marksubstanz der Nebenniere gebildet wird und von dort in den Kreislauf gelangt. Es ist anscheinend ein ständiger aber nur in minimalen Mengen vorhandener Bestandteil des Blutes. Das Adrenalin ist eine organische Base, die sich vom Brenzkatechin ableitet und daher ähnliche Farbreaktion gibt wie dieses; es ist alkohollöslich, kochbeständig und leicht oxydierbar. Die Konstitution ist durch Synthese sichergestellt (Stolz, 1904, B. D. C. G. 37, 4149).

Bringt man Adrenalin in den Kreislauf, so steigt der Blutdruck (Oliver und Schäfer, 1895, J. of P. 18, 230) und es treten die Erscheinungen einer Reizung der sympathischen Nerven ein (Langley, 1901, J. of P. 27, 237; Elliot, 1905, ebenda 32, 401). Es ziehen sich also die Blutgefäße zusammen, während gleichzeitig das Herz rascher und kräftiger schlägt; beides wirkt blutdrucksteigernd. Die Bewegungen des Darmes werden gehemmt, die Pupillen erweitert, Absonderung von Speichel hervorgerufen, die Haare aufgerichtet u. a. m. Sehr kleine Dosen sind hierzu ausreichend. So genügen beim Kaninchen 0,02 mg, um den Blutdruck bis auf das Doppelte des normalen Wertes emporzutreiben (Kretschmer, 1907, A. c. P. 57, 423). An ausgeschnittenen Gefäßen läßt sich die Adrenalinwirkung schon nachweisen in einer Verdünnung von $1 : 10^9$ und in einer Menge von 0,000015 mg (O. B. Meyer, 1906, Z. f. B. 48, 352). Infolge der leichten Oxydierbarkeit des Adrenalins ist die Wirkung nicht sehr nachhaltig. Durch stetige Infusion kleiner Mengen läßt sich jedoch der Blutdruck dauernd auf einer gleichen Höhe halten (Kretschmer a. a. O.). Da sich ferner Adrenalin anscheinend ständig im Blute befindet, ist die Annahme einer stetigen Absonderung von seiten der Nebenniere nicht unbegründet.

Entfernung beider Nebennieren führt fast ausnahmslos zum Tode des Tieres. Am schleichtesten wird die Operation von Hunden ertragen, die meist in wenigen Stunden, spätestens nach $1\frac{1}{2}$ Tagen erliegen unter Erscheinungen der Muskelschwäche, des Abfalls der Körpertemperatur und des Blutdrucks. Ob die Unentbehrlichkeit der Nebenniere nur auf das Adrenalin oder noch auf andere Produkte ihres Stoffwechsels zu beziehen ist, bleibt vorläufig eine offene Frage.

Ein für das Leben unentbehrliches Organ ist ferner die Schilddrüse und die ihr beim Menschen teils dicht anliegenden, teils im Gewebe der Schilddrüse eingeschlossenen sehr kleinen Nebenschilddrüsen oder Epithelkörperchen. Die Entfernung der Nebenschilddrüsen erzeugt nach neueren Beobachtungen anfallsweise auftretende tetanische Krämpfe, die anscheinend auf einer Störung des Kalkstoffwechsels (W. G. Mac Callum und Vögtlin, 1909, J. of exp. Med. 11, 118) be-

ruhen und dann ähnlich aufzufassen wären wie die „spontanen" Zuekungen eines ausgeschnittenen Muskels in einer kalkfreien oder sehr kalkarmen Lösung (vgl. Ringer, 1886, J. of P. 7, 291). Die Entfernung der Schilddrüse führt zur Verblödung und, wenn sie bei jungen Tieren ausgeführt wird, zu den als Kretinismus bezeichneten Waehstumsstörungen. Der Stoffweehsel ist abnorm niedrig, der Umsatz kann auf die Hälfte der normalen täglichen Kalorienzahl heruntergehen. Die Haut wird troeken, teigig infiltriert, die Haare fallen aus. Daß es sieh hier um Ausfallserseheinungen handelt, wird durch die heilende Wirkung einer Transplantation und durch die Besserung oder Aufhebung der Symptome auf Eingabe von Drüsensubstanz bewiesen. Eine günstige Wirkung entfaltet aueh das Jodothyrin, ein phosphor- (0,5%) und jodhaltiger (10%) Stoff, den Baumann aus der Sehilddrüse isolierte (1895—1896, Z. phl. C. 21, 319 und 481; 22, 1). Das Jodothyrin ist vermutlieh eine organisehe Säure, die im Kolloid der Drüse an Globulin gebunden als Thyreoglobulin vorkommt (Oswald, 1899, ebenda 27, 14).

Die Ausrottung des Pankreas führt anseheinend bei fast allen Wirbeltieren zu einer sehweren Störung des Stoffweehsels, die sieh vor allem darin äußert, daß die Tiere große Mengen Zueker mit dem Harn abseheiden (Diabetes mellitus); dabei magern sie raseh ab, so daß sie aueh bei reiehlieher Nahrungsaufnahme den Eingriff nur wenige Woehen überleben (v. Mering und Minkowski, 1890, A. e. P. 26, 371; Minkowski, 1893, ebenda 31, 85). Die Störung hat nichts zu tun mit der sekretorisehen Tätigkeit des Pankreas als Verdauungsdrüse, denn die Herstellung einer Pankreasfistel oder die Verödung des Ganges bringt die angedeuteten Folgen nieht hervor. Die Drüse kann an einen anderen Ort, z. B. unter die Haut, verpflanzt und naeh Verwaehsung mit der neuen Umgebung von ihren ursprüngliehen Gefäßverbindungen vollständig abgetrennt werden. Erst nach Entfernung der transplantierten Drüse tritt die Zuekerflut im Harn auf.

Die Störung ist hauptsächlieh dadureh gekennzeiehnet, daß der Traubenzueker nieht mehr verwertet, weder in der Leber in Glykogen verwandelt noeh in den Geweben verbrannt werden kann. Er häuft sieh deshalb im Blute an und wird infolge Übersehreitung der Grenzkonzentration von den Nieren ausgesehieden. Die Zuekerkonzentration im Harn kann bis 12% steigen. Andere Zueker, vor allen Lävulose können verwertet werden und aueh als Glykogen zur Anlagerung kommen. Die Verarmung des Körpers an Kohlehydraten führt zu einer Neubildung auf Kosten der Leibessubstanz, die mit einer Erhöhung der Stiekstoffausseheidung, d. h. mit einem gesteigerten Zerfall von Körpereiweiß einhergeht. In dieser Riehtung ist bemerkenswert, daß

die Verabfolgung von Glutaminsäure, die als einer der Bausteine des Eiweiß bekannt ist, die Zuckerausscheidung vermehrt (Lusk, 1908, Am. J. of P. 22, 163 u. 174). Dagegen übt Glutarsäure einen vermindernden Einfluß auf die Zucker- und N-Ausscheidung (Baer und Blum, 1907, B. z. ch. P. u. P. 10, 80). Die Größe der Zuckerausscheidung ist in deutlicher Weise von der Außentemperatur abhängig; sie sinkt bei steigender Temperatur (Lüthje, 1905, Kongr. f. inn. Med. 22, 268).

Zur Erklärung wird meist die Annahme gemacht, daß das Pankreas einen Stoff bilde und in das Blut abscheide, der für die Verwertung des Traubenzuckers erforderlich ist. Der Nachweis desselben ist aber bisher nicht gelungen. Beim Frosche tritt bis zum Tode andauernde Glukosurie auf, wenn die zum Duodenum gehenden Nerven durchtrennt werden (Pflüger, 1907, A. g. P. 119, 227).

Noch dunkler und unverständlicher als die Beziehungen zwischen Pankreas und Glukosurie ist der Einfluß der Hypophyse auf das Knochenwachstum (Akromegalie), sowie die der Keimdrüsen auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere. Auch die Umbildung und Sekretion der Brustdrüsen muß durch chemische, während der Schwangerschaft entstehende Stoffe vermittelt werden, wie aus den interessanten Versuchen von Ribbert (1898, A. f. Entwicklungsmech. 7, 704), Lane-Claypon und Starling (1906, Proc. R. S. 77, 505) u. a. hervorgeht.

Achter Teil.

Der Harn.

Die Zusammensetzung des Blutplasmas ist trotz der wechselnden Ernährung und der schwankenden Tätigkeit der Organe eine sehr gleichmäßige. Für den Fettgehalt des Blutes ist der vorstehende Satz allerdings nicht gültig, denn der früher beschriebene Versuch hat gelehrt, daß das Plasma des verdauenden Tieres durch emulgiertes Neutralfett mehr oder weniger getrübt ist. Man kann wohl nicht zweifeln, daß diese vorübergehende Anreicherung des Blutes an Fett nur ertragen wird, weil das Fett einen im Wasser praktisch unlöslichen, nur suspendierten Stoff darstellt. In bezug auf alle löslichen Stoffe findet die Regulierung der Konzentration in der Weise statt, daß sie entweder in eine speicherbare Form umgewandelt werden (z. B. der Zucker in Glykogen), oder daß sie ausgeschieden werden, teils unmittelbar, teils nach vorgängiger chemischer Veränderung. Die Ausscheidung geschieht zu einem geringen Teile durch den Darm, in der Hauptsache durch die Nieren.

Das Abscheidungsprodukt der menschlichen Niere ist eine in der Regel sauer reagierende Flüssigkeit, deren Farbe je nach Pigmentgehalt, Konzentration und Schichtdicke zwischen strohgelb und dunkelrotbraun wechselt. Läßt man Harn gärungsfrei an der Luft stehen, so dunkelt er stark nach. Ohne antiseptischen Zusatz geht der Harn bald in ammoniakalische Gärung über; er wird dann trübe und übelriechend, während frischer Harn einen schwachen, eigentümlich aromatischen Geruch besitzt, der bei Fleischnahrung an Fleischbrühe erinnert.

Die Menge des täglich abgesonderten Harns schwankt unter gewöhnlichen Verhältnissen zwischen 1200 und 1700 cm^3 mit einem spezifischen Gewicht von 1015 bis 1020. Zieht man von dem spezifischen Gewicht des Harns das des Wassers (= 1000) ab und multipliziert man die Differenz mit der empirischen Konstante 2,33 (Haesers Koeffizient),

so erhält man annähernd die Menge des Troekenrüekstandes in 1000 cm^3 Harn.

Die Konzentration und Zusammensetzung des Harns kann in den einzelnen Tageszeiten sehr weehseln. Der über Tag gelassene Harn ist, infolge der Nahrungsaufnahme, in der Regel weniger konzentriert als der am Morgen gelassene Naehtharn. Für den innerhalb 24 Stunden gelassenen Harn kann im Durehsehnitt ein Troekenrüekstand von 4% angenommen werden. Die größere Hälfte hiervon ist verbrennlieh, somit organiseher Natur.

Die organisehen Bestandteile des Harns sind fast alle stiekstoffhaltig. Die Summe der stiekstofffreien Harnbestandteile (Glukuronsäure, Azeton, Fettsäuren, aromatisehe Oxysäuren ete.) dürfte im Tag 0,1 g nur wenig übersteigen. Traubenzueker ist in einer Menge von 0,01—0,1% vorhanden (Sehöndorff, (1908, A. g. P. 121).

Die stiekstoffhaltigen Harnbestandteile sind zum kleineren Teile sehwefelhaltig wie die Indoxylsehwefelsäure, die Chondroitinsehwefelsäure, die Oxyproteinsäure und die Alloxyproteinsäure. Der weitaus größte Teil der stiekstoffhaltigen Körper ist sehwefelfrei. Unter diesen seien genannt Harnstoff, Ammoniak, Hippursäure, Harnsäure und Kreatinin. Hierher gehören aueh die Farbstoffe des Harns wie das Urobilin, das Hämatoporphyrin u. a.

Die wiehtigsten anorganisehen Harnbestandteile sind:

Elektropositive Na, K, Ca, Mg;

Elektronegative: Cl, SO_4, PO_4, CO_3.

Hiervon überwiegen Na und Cl; Ca und Mg sind nur in geringer Menge vorhanden.

Über die Mengenverhältnisse, in denen sieh einige der genannten Stoffe im Harn finden, geben die naehstehenden Tabellen Auskunft. Bunge teilt die Zusammensetzung zweier Harne mit, die von demselben jungen Manne stammen, der sieh einmal aussehließlieh mit Fleisch, das andere Mal mit Brod und Butter nährte (Lehrb. Leipzig 1901, 2, 430).

	Fleischharn	Brodharn
Volumen	1672 cm^3	1920 cm^3
Harnstoff	67,200 gr	20,600 gr
Harnsäure	1,398 „	0,253 „
Kreatinin	2,163 „	0,961 „
K_2O	3,308 „	1,314 „
Na_2O	3,991 „	3,923 „
CaO	0,328 „	0,339 „
MgO	0,294 „	0,139 „
Cl	3,817 „	4,996 „
SO_3	4,674 „	1,265 „
P_2O_5	3,437 „	1,658 „

Der Eiweiß- und Nukleinreichtum des Fleisches kommt in den hohen Werten für Harnstoff und Harnsäure, der Eiweißschwefel als Schwefelsäure, der Kreatingehalt des Fleisches als Kreatinin, Kali und Phosphorsäure als solche zum Vorschein. Demgegenüber zeichnet sich der Brotharn nur durch größeren Chlorgehalt aus. Folin hat bei einer einheitlichen Kost bestehend aus

Vollmilch	500 cc
Rahm (18—22% Fett)	300 cc
Hühnereier	450 g
Horlicks Malted Milk	200 g
Zucker	20 g
Kochsalz	6 g
Wasser soviel als nötig, um das Gesamtvolum auf 2 l zu bringen	
Trinkwasser	900 cc

den Harn von vier Personen untersucht und fand nach drei oder vier Tagen eine recht gleichmäßige Zusammensetzung für welche die Zahlen, die in der nachstehenden Tabelle unter 13. Juli aufgeführt sind, als Beispiel dienen mögen (1905, Am. J. of P. **13**, 118). Hierauf wurde die obige 19 g N enthaltende Kost vertauscht gegen eine nur 1 g N enthaltende „Stärke- und Rahmkost", welche 8—10 Tage genommen wurde. Die Harne der vier Versuchspersonen reagierten hierauf in übereinstimmender Weise, so daß die unter 20. Juli angegebenen Zahlen einer der Versuchspersonen als Beispiel für alle dienen können.

	13. Juli	20. Juli
Harnvolum	1170	385
Gesamt-Stickstoff	16,8	3,60
Harnstoff-Stickstoff	14,7	2,20
Ammoniak-Stickstoff	0,49	0,42
Harnsäure-Stickstoff	0,18	0,09
Kreatinin	0,58	0,60
Rest-Stickstoff	0,85	0,27
Gesamte Schwefelsäure	3,64	0,76
Anorganische Schwefelsäure	3,27	0,46
Äther-Schwefelsäure	0,19	0,10
Neutraler Schwefel	0,18	0,20

Die Zahlen lassen erkennen, in wie hohem Maße die Zusammensetzung des Harns von der Nahrung abhängt. Dies tritt besonders deutlich hervor beim Harnstoff, dessen Menge zwischen 67 g und $(2{,}20 \times \frac{60}{28} =)$ 4,7 g schwankt und der Schwefelsäure, die in dem einen Fall 4,67, in dem anderen 0,76 g ausmacht. Dem stehen aber wieder

Harnbestandteile gegenüber, deren Menge trotz wechselnder Kost wenig oder gar nicht schwankt, so in Folins Tabelle Ammoniak, Kreatinin und neutraler Schwefel. Folin folgert hieraus, daß ein Teil des Eiweißstoffwechsels aus der konstanten Zersetzung von Gewebselementen stammt; er bezeichnet ihn als den endogenen Teil des Eiweißstoffwechsels. Der andere Teil hängt ab von der Menge des zufließenden Nahrungsmaterials und wird als exogener Stoffwechsel bezeichnet.

Einige Harnbestandteile erfordern noch eine besondere Besprechung.

1. Der Harnstoff, das Biamid der Kohlensäure $NH_2—CO—NH_2$ übertrifft der Menge nach alle anderen Bestandteile des Harns. Läßt man Harn bei gelinder Wärme verdampfen und nimmt den Rückstand mit absolutem Alkohol auf, so kristallisiert beim Abdunsten des Alkohols unreiner Harnstoff aus. Versetzt man eine konzentrierte Harnstofflösung mit Salpetersäure, so kristallisiert der schwer lösliche salpetersaure Harnstoff als dicker Brei in sechsseitigen, schuppenartig übereinander liegenden Tafeln aus. Reiner Harnstoff bildet farblose, vierkantige Prismen, leicht löslich in Wasser und Alkohol, geruchlos, salzig und bitterschmeckend. In Substanz auf die Zunge gebracht erregt er, ähnlich wie Salpeter, die Empfindung der Kälte. Er schmilzt bei 132° und zersetzt sich bei höherer Temperatur unter Abspaltung von Ammoniak.

Der Harnstoff ist ein Abkömmling des Eiweiß und kann auf verschiedene Weise aus ihm entstehen. Er kann durch hydrolysierende Mittel direkt abgespalten werden, denn E. Schulze und Likiernik zeigten, daß Arginin, eine der Hexonbasen des Eiweiß, beim Erhitzen mit Barythydrat in Harnstoff und Ornithin zerfällt (1890, B. d. D. ch. Ges. 24, 2701). Eine weitere Quelle des Harnstoffs bilden die im Eiweiß enthaltenen Aminosäuren. Die Umwandlung von verfüttertem Glykokoll, Leuzin, Asparaginsäure in Harnstoff ist durch Schultzen und Nencki (1872, Z. f. B. 8, 124), Salkowski (1879, Z. phl. C. 4, 100) und Knierim (1874, Z. f. B. 10, 279) beobachtet. Auf Grund der Untersuchungen von Embden (1906, Bioch. Zeitschr. 1, 161; Beitr. z. chem. P. u. P. 8, 120) und F. Ehrlich (1907, B. D. C. G. 40, 1027) ist es wahrscheinlich, daß die Umwandlung in der Weise von statten geht, daß die Aminosäuren desamidiert und das an Kohlensäure oder Karbaminsäure gebundene Ammoniak in Harnstoff übergeführt wird. Es sei hier daran erinnert, daß bei der hydrolytischen Spaltung des Eiweiß stets Ammoniak auftritt. Die Annahme, daß Ammoniak die Vorstufe des Harnstoffs darstellt ist aber um so wahrscheinlicher, als die Einführung von Ammoniaksalzen in den Tierkörper eine vermehrte Ausscheidung

von Harnstoff zur Folge hat (Hallervorden, 1879, A. e. P. **10**, 124). Als der Ort des Tierkörpers, an welchem (unter Wasserabspaltung) aus kohlensaurem bezw. karbaminsaurem Ammoniak Harnstoff entsteht, ist durch die Versuche von W. v. Schröder die Leber ermittelt worden (1882 und 1885, A. e. P. **15**, 364; **19**, 373).

2. Die Harnsäure und die gleichfalls vom Purin sich herleitenden, an Menge aber hinter der Harnsäure sehr zurücktretenden Basen Xanthin, Hypoxanthin, Guanin und Adenin stammen beim Säugetier und Menschen voraussichtlich vollständig aus Nukleinsäure, dem sauren Spaltungsprodukt des Nukleins, welches ein regelmäßiger Bestandteil aller Zellkerne ist. Durch Kossel und dessen Schüler (vgl. Kossel und Neumann, 1896, Z. phl. C. **22**, 74) ist die Anwesenheit der genannten Basen (Purin- oder Nukleinbasen) in den Nukleinsäuren nachgewiesen worden. Werden mit der Nahrung kernreiche Gewebe, wie Pankreas oder Thymus aufgenommen, so steigt die Harnsäureausscheidung beträchtlich, weil die Gewebe imstande sind, durch ein Ferment, die Nuklease, aus den Nucleinsäuren die Purinbasen abzuspalten und sie dann zu Harnsäure zu oxydieren (vgl. Weintraud, A. f. P. 1895, 382; J. Weiß, 1899, Z. phl. C. **27**, 216). Eine kleine Menge Purinverbindungen (äquivalent einer täglichen Stickstoffausscheidung von 0,1—0,2 g) stammt übrigens nach Burian und Schur aus dem Körper, ist unabhängig von der Nahrung, dagegen abhängig von Individualität und Lebensweise (1900, A. g. P. **80**, 241 und 1902, **94**, 273) und wird als endogen bezeichnet.

Eine ganz andere Bedeutung hat die Harnsäure bei den Vögeln und Reptilien, die den größten Teil des Stickstoffes in dieser Form ausscheiden, während der Harnstoff an Menge sehr zurücktritt. Für diese Harnsäure ist die Synthese aus Aminosäuren bzw. Ammoniak in der Leber durch von Schröder (A. f. P. 1880, Suppl. 113), sowie Minkowski (1886, A. e. P. **21**, 41) in ganz analoger Weise nachgewiesen worden, wie es für den Harnstoff des Säugetieres schon früher gelungen war. Infolge ihrer Schwerlöslichkeit kristallisiert sie leicht (in Wetzsteinform) aus. Auch Niederschläge von sauren harnsauren Alkalien, die sich beim Erwärmen des Harns wieder lösen, sind häufig zu beobachten. In Salpetersäure gelöst und dann zur Trockne eingedampft, hinterläßt die Harnsäure einen intensiv roten Rückstand, der durch Ammoniak purpurrot wird (Murexidprobe).

3. Eine besondere Stellung nimmt die Hippursäure ein, weil sie ein Produkt der Niere ist. Im Jahre 1824 entdeckte Wöhler, daß in den Magen eingeführte Benzoesäure als Hippursäure im Harn erscheint. Die Umwandlung kommt dadurch zustande, daß Glykokoll, ein Abkömmling des Eiweißes, sich unter Wasseraustritt mit der Benzoe-

säure verbindet, eine Synthese, die auch künstlich durch Erhitzen im Autoklaven bewerkstelligt werden kann. Bunge und Schmiedeberg (1876, A. e. P. 6, 233) haben dann festgestellt, daß die Synthese in der Niere stattfindet, indem sie durch eine ausgeschnittene Niere Blut leiteten, dem Benzoesäure und Glykokoll zugesetzt sind. Andererseits tritt nach Ausschaltung der Nieren im Blute keine Hippursäure auf, wenn man dem Tiere die beiden Paarlinge ins Blut bringt. Es scheint somit die Niere der einzige Ort zu sein, an dem die Synthese stattfindet. Man vgl. hierzu auch Schmiedeberg (1881, A. e. P. 14, 288 und 379). Die Hippursäure ist in dem Harn des Pflanzenfressers reichlicher vorhanden als in dem des Fleischfressers. Bei letzterem stammt die Benzoesäure aus der Zersetzung des Eiweiß. Die Nahrung des Pflanzenfressers ist dagegen reich an aromatischen Produkten, aus denen durch Oxydation Benzoesäure entsteht.

4. Die Ätherschwefelsäuren (Phenol-, Kresol-, Indoxylschwefelsäure) sind Paarungen der aus dem Dickdarm resorbierten Fäulnisprodukte des Eiweiß mit Schwefelsäure, welch letztere selbst wieder durch die Oxydation der schwefelhaltigen Eiweißkörper entsteht. Die Schwefelsäure verwandelt sich hierbei in eine einbasische Säure. Baumann, der die Ätherschwefelsäuren im Harn entdeckte (1886, Z. phl. C. 10, 123), fand sie in der Leber in größerer Menge als im Blute. Ihre Bildung in der Leber ist somit wahrscheinlich.

Die Absonderung des Harns. Eine Untersuchung über die bei der Bildung des Harns wirksamen Kräfte wird am besten ausgehen von einem Vergleich der Konzentration, mit welcher einige der wichtigeren Substanzen im Harn und Blutplasma vertreten sind. Hierüber gibt folgende Zusammenstellung Auskunft:

	Proz. im Harn	Proz. im Blutplasma
Eiweiß	0	8
Traubenzucker	Spuren	0,15
Harnstoff	2	0,05
Hippursäure	0,05	0,00
Kalium	0,16	0,03
Natrium	0,18	0,34
Chlor	0,22	0,35
Schwefelsäure . . .	0,28	0,01
Phosphorsäure . . .	0,16	0,00

In bezug auf das Eiweiß des Plasmas wirkt die Niere wie ein Filter, das die kristallinischen Bestandteile des Blutes durchläßt, die kolloiden dagegen zurückhält, wie dies ähnlich, wenn auch nicht so vollständig, für die Bildung der Lymphe gilt. Der Blutdruck würde genügen, diese

Seheidung zu bewerkstelligen, da der osmotisehe Druek der Eiweißkörper des Plasmas nur etwa $^1/_{50}$ Atm. beträgt. Daß die Niere andere Eiweiskörper, wie z. B. das Hämoglobin durehläßt, könnte dureh eine Sehädigung der Niere erklärt werden. Das Verhalten des Traubenzuekers ließe sieh zur Not dureh eine ersehwerte Diffusion erklären, wenn nieht die Tatsaehe entgegenstünde, daß bei der Zuekerharnruhr die Zuekerkonzentration im Harn weit über die des Blutes steigen kann. Der Harnstoff findet sieh im Harn wohl stets in höherer Konzentration als im Plasma, in obiger Tabelle in 40faeher, doeh zeigt dieser Wert große Sehwankungen. Hier kann weder Filtration noeh Diffusion im Spiele sein. Bezüglieh der Hippursäure zeigt sieh die Niere als eine Drüse, die einen im Blut nieht vorkommenden Stoff produziert.

Sehr beaehtenswert sind aueh die Konzentrationsänderungen, welehe die anorganisehen Bestandteile erfahren. Kalium und Natrium finden sieh im Harn in nahezu gleieher Menge, im Blutplasma dagegen 11 mal mehr Natrium als Kalium. Aueh das Verhältnis von Chlor und Sehwefelsäure erseheint im Harn durehaus verändert, gegenüber dem im Blut gegebenen.

Wie man sieht, läßt sieh die Zusammensetzung des Harns in ihrer Abhängigkeit von der des Blutes nieht dureh eine einfaehe Formel ausdrüeken, um so mehr als die Besehaffenheit des Harns sehr weehselnd, die des Blutes dagegen sehr konstant ist. Man könnte die Tatsaehen wohl zusammenfassen in dem Satz, daß der Niere die Aufgabe zufällt, die Zusammensetzung des Blutes konstant zu halten oder vielleieht besser, daß sie sieh mit anderen Organen in die Aufgabe teilt. Diese Aussage kennzeiehnet aber nur das Resultat, nieht die Prozesse, dureh die es erreieht wird.

Versueht man nun die merkwürdigen Konzentrationsversehiebungen, welehe die einzelnen Bestandteile des Blutes bei ihrem Übertritt in den Harn erleiden, in Beziehung zu setzen zum Bau der Niere, so ist die einfaehste, wenn aueh deshalb noeh nieht die wahrseheinliehste Annahme die zuerst von Bowman (Phil. Trans. 1842, 57) aufgestellte, daß die Abseheidung des Wassers und der gelösten Substanzen an versehiedenen Orten von statten gehe. Als Ort der Wasserabseheidung würden die Nierenknäuel, als Ort der Abseheidung der festen Bestandteile die Epithel- oder Drüsenzellen in Betraeht zu ziehen sein, die in wenigstens fünf versehiedenen Formen die Wand der Harnkanälehen auskleiden.

Eine andere von C. Ludwig zuerst versuehte Deutung (Wagners Handwörterb. 1844, II, 637) nimmt die Abseheidung eines in bezug auf die kristalloiden Substanzen der Lymphe gleiehen aber eiweißfreien

Harns in den Nierenknäueln an, der dann auf dem Wege durch das Harnkanälchen eine Einengung, und zugleich in bezug auf die gelösten Substanzen die erwähnten Konzentrationsverschiebungen erfahren müßte (vgl. Starling, 1899, J. of P. 24, 317).

Diese Vorstellung, die übrigens genau so wie die obige, eine auswählende Tätigkeit der Nierenzellen voraussetzt, führt auf gewisse von Heidenhain hervorgehobene Schwierigkeiten, die darin bestehen, daß für 1,5 l schließlich abgesehiedenen Harns mit 2% Harnstoff 60 l mit 0,05% Harnstoff dureh die Nierenknäuel treten müßten. Dies setzt aber für den Blutstrom der Nieren eine Volumgesehwindigkeit voraus, wie sie in Wirkliehkeit sehwerlieh erreieht wird.

Auf alle Fälle wird angenommen werden müssen, daß gewisse Elemente der Niere empfindlieh sind für die Konzentration einzelner Bestandteile des Blutes bzw. des Harns und daß dadurch ihre Tätigkeit bestimmt wird. Sinkt die Konzentration des reizenden Körpers unter eine gewisse Grenze, so hört die Ausseheidung auf; steigt sie über den Schwellenwert empor, so findet Ausseheidung statt.

Die Arbeit der Niere. Man kann die Frage aufwerfen, wie groß die Arbeit ist, welehe die Niere dadurch leistet, daß sie ein Sekret von anderer Gesamtkonzentration (und zwar molekularer Konzentration) liefert, als das Blut besitzt. Wird einer Lösung Wasser entzogen, so muß der osmotisehe Druek der gelösten Substanzen überwunden werden und die dabei verriehtete Arbeit ist gleich dem Produkte aus dem entzogenen Wasservolum und dem entgegenstehenden osmotischen Druek. Letzterer wird am bequemsten auf dem Wege der Gefrierpunktsbestimmung ermittelt, indem für jeden Grad Erniedrigung des Gefrierpunktes ein osmotiseher Druck von rund 12 Atm. in Rechnung zu setzen ist. Der Gefrierpunkt des menschlichen Blutes liegt mit großer Konstanz bei —0,56°, was einem osmotischen Druek von fast 7 Atm. entspricht.

Angenommen ein Tagesharn von dem Volum 1,5 l habe den osmotisehen Druck von 14 Atm., d. h. die doppelte molekulare Konzentration des Blutes (eine durchaus plausible Annahme), so besteht die Leistung der Niere darin, aus einer dem Blute gleich konzentrierten Lösung von 3 l 1,5 l Wasser abzuscheiden, so daß 1,5 l einer doppeltkonzentrierten Lösung zurüekbleiben. Für eine derartige Zunahme der Konzentration ist zum Zwecke einer Überschlagsreehnung die Annahme zulässig, daß der osmotische Druck proportional der entzogenen Wassermenge steigt. Trägt man auf einer Grundlinie Längen ab, die den entzogenen Wassermengen proportional sind und errichtet über denselben Senkreehte, die den jeweils vorhandenen osmotischen Drüeken entsprechen, so ist die Konzentrationsarbeit gleieh der Fläche des rechtwinkligen Dreieeks,

dessen Höhe die größte Druckdifferenz zwischen Harn und Blut (7 Atm.) und dessen Grundlinie den Wert von 1,5 l darstellt. Man erhält die gesuchte Arbeit = 3,5 Atm. × 1,5 l = 5,25 Literatmosphären oder 52,5 mkg. Die entsprechende Wärmemenge ist rund $^1/_8$ Kalorie, ungefähr 1/20000 der Energiemenge, die der Erwachsene durchschnittlich im Tage bei Körperruhe verliert.

In Wirklichkeit nimmt nun allerdings der Druck nicht proportional der entzogenen Wassermenge zu; die Kathete des oben gezeichneten Dreieeks würde zu ersetzen sein durch eine hyperbolische Kurve und die Arbeitsberechnung läuft auf eine Quadratur der Hyperbel hinaus, eine Aufgabe, die sich allgemein nur mit Hilfe der Infinitesimalrechnung lösen läßt (vgl. Dreser, 1892, A. e. P. **29**, 303).

Es ist übrigens zu bemerken, daß die Art der Fragestellung eine einseitige ist, indem die Konzentrationsverschiebung der einzelnen Harnbestandteile, welche die eigentliche Arbeit der Niere darstellt, unberücksichtigt bleibt. Ist z. B. der osmotische Druck des Harns zufällig gleich dem des Blutes, so wäre nach obiger Betrachtungsweise die Arbeit der Niere = 0, obwohl die Zusammensetzung des Harns eine andere ist als die des Blutes. Ebensowenig kommen die von der Niere ausgeführten Stoffwandlungen, die Bildung der Hippursäure, des Urobilins, die Umwandlung der alkalischen in die saure Reaktion etc. hierbei in Rechnung. Der obige Wert hat also nur die Bedeutung einer Minimalzahl.

Die Geschwindigkeit der Absonderung. Die Absonderung des Harns geschieht ununterbrochen, doch ist die in der Zeiteinheit abgesonderte Menge großen Schwankungen unterworfen. Nach den gegenwärtigen Kenntnissen sind es drei Veranlassungen, durch welche die in der Zeiteinheit gebildete Harnmenge vermehrt wird.

1. Verdünnung des Blutes oder anders ausgedrückt Abnahme seines osmotischen Drucks.

2. Zunahme der Konzentration eines oder mehrerer harnfähiger Stoffe im Blute.

3. Zunahme der Blutgeschwindigkeit in der Niere.

Die Tatsache, daß Verdünnung des Blutes zur Abscheidung eines Harns führt, dessen osmotischer Druck niedriger ist, als der des Blutes (vgl. Dreser, a. a. O. S. 310), macht es wahrscheinlich, daß in gewissen Teilen der Niere Kräfte wirksam sind, die ähnlich wie in den Speicheldrüsen des Mundes, dem Blute Wasser oder doch eine verdünnte Lösung entziehen. Die Größe dieser Kraft würde sich ergeben aus dem osmotischen Drucke jener Blutkonzentration, bei welcher die Harnbildung stockt.

Die beiden anderen Veranlassungen lassen sich zusammenfassen in dem Satze, daß die Absonderungsgeschwindigkeit der Niere eine Funktion des osmotischen Partialdruckes der betrachteten harnfähigen Substanz ist. Hierbei wird vorausgesetzt, daß die Konzentration den Schwellenwert übersteigt, der für die Anregung der Nierenzellen nötig ist (s. o.). Der Partialdruck kann gesteigert werden durch Erhöhung der Konzentration des Stoffes im Blute bei konstanter Strömungsgeschwindigkeit, oder durch Erhöhung der letzteren bei konstanter Konzentration. Der zweite Fall entspricht völlig der begünstigenden Wirkung, welche die Sauerstoffversorgung der Gewebe durch eine erhöhte Stromgeschwindigkeit des Blutes erfährt (s. S. 113).

Die Tätigkeit der Nierenzellen, wobei sie die harnfähigen Stoffe in der Regel in der Richtung gegen die höhere Konzentration bewegen, läßt sich ohne die Annahme einer vorübergehenden chemischen Bindung wohl nicht erklären. Wie dieselbe stattfindet, ist unbekannt. Infolge der Bindung ist der Partialdruck der Stoffe in den Zellen praktisch gleich Null, so daß ein Konzentrationsgefälle aus dem Blute in der Richtung gegen die Zellen besteht. Die Verschiedenheit der Epithelien im Verlaufe eines Harnkanälchens wäre dann so aufzufassen, daß jede Zellgattung nur Affinitäten für bestimmte Stoffe oder Gruppen von Stoffen (z. B. für die Purinkörper) besitzt.

Eine direkte Beeinflussung der Nierentätigkeit durch Nerven konnte bisher nicht nachgewiesen werden und ist unwahrscheinlich, da Bidder (A. f. A. u. P. 1844, 376) nach Zerstörung des ganzen Rückenmarkes bei Fröschen die Harnabsonderung in normaler Weise weitergehen sah. Dagegen kann auf dem Umwege durch die Gefäßnerven die Harnmenge sehr wirksam beeinflußt werden. Werden die zu einer Niere gehenden Nerven durchtrennt, so sondert diese Niere stärker ab als die der anderen Seite. Bedient man sich der von Roy (1881, J. of P. 3, 205) angegebenen Methode zur Messung des Nierenvolums, so zeigt sich die operierte Niere vergrößert. Die Gefäße sind erschlafft und der Blutstrom durch die Niere beschleunigt. Auf eine Lähmung der Nierengefäße führt man auch die Vermehrung der Harnabsonderung zurück, die sich durch Einstich in einen bestimmten Ort der Rautengrube erzielen läßt. Cl. Bernard, der den Erfolg dieses Einstiches, der sog. Piqûre, zuerst beobachtete (Leçons de physiol. 1855, 1, 339), fand, daß die Wirkung je nach dem Orte des Stiches etwas verschieden sich gestaltet, indem entweder reine Polyurie, sog. Diabetes insipidus, oder aber Zuckerruhr, Diabetes mellitus, auftrat. Beide Einstiche sind in der Mittellinie, etwa in der Höhe des Fazialiskernes zu machen, der Stich für die Zuckerruhr etwas mehr proximal. Der Grund für das Auftreten der Zuckerruhr wird in einer Gefäßerweiterung

in der Leber gesucht. Man vergl. hierzu auch die Untersuchungen von C. Eckhard in dessen Beiträgen 1869, 4, 1 u. 153; 1870, 5, 147; 1872, 6, 1 u. 51.

Steigerung des arteriellen Blutdrucks durch Erstickung oder durch Reizung des durchschnittenen Halsmarkes verstärkt die Nierentätigkeit mit Sicherheit nur dann, wenn sie nicht von einer Verengerung der Nierengefäße begleitet ist. Ebenso ist die Erschlaffung der Nierengefäße nicht harntreibend, wenn sie mit einem Sinken des Blutdrucks einhergeht, wie dies nach Durchtrennung der Nn. splanchnici oder Durchschneidung des Halsmarkes der Fall ist. Eine Beschleunigung des Blutstroms mit Diurese kann dagegen durch Hebung einer unregelmäßigen oder darniederliegenden Herztätigkeit (Digitalis!) hervorgerufen werden, sowie durch Infusion isotonischer Kochsalzlösungen ins Blut (Dastre und Loye, Arch. de Physiol. 1888 und 1889; Sahli, 1890, Korr.-Bl. f. Schweiz. Ärzte 20).

Die Entleerung des Harns. Während die Absonderung des Harns durch die Niere stetig, wenn auch mit wechselnder Geschwindigkeit, vonstatten geht, geschieht die Überleitung des Harns in die Blase intermittierend durch periodisch wiederkehrende Kontraktionen der Harnleiter. Öffnet man bei einem narkotisierten Kaninchen die Bauchhöhle und zieht die vorher entleerte Harnblase hervor, so werden die in den Blasengrund einmündenden Harnleiter gespannt und als zwei feine blasse Stränge sichtbar. Man bemerkt, daß sie sich von Zeit zu Zeit rasch zusammenziehen, worauf sie sich langsam wieder erweitern. Durchschneidet man einen Harnleiter und verbindet ihn durch eine Kanüle mit einem horizontal liegenden Glasrohr, so sieht man gleichzeitig mit der Verengerung des Harnleiters den Harn in das Rohr eindringen und ein kurzes Stück vorwärts rücken; dann tritt wieder für einige Zeit Ruhe ein. Die Kontraktionen erfolgen in den Harnleitern in unregelmäßigem, beiderseits unabhängigem Rhythmus. Sie beginnen an dem Nierenende jedes Harnleiters und schreiten wellenförmig über denselben fort, mit einer Geschwindigkeit, die nach Engelmann im günstigsten Falle 2—3 cm/sek beträgt. Ob an dieser Zusammenziehung Längs- und Ringmuskeln des Harnleiters in gleicher Weise teilnehmen, ist nicht bekannt. Die rhythmische Zusammenziehung findet auch am ausgeschnittenen Ureter oder an Stücken desselben statt. Durch Reizung des Splanchnikus können Bewegungen im Ureter derselben Seite ausgelöst bezw. die rhythmischen Bewegungen verstärkt werden (Starling, 1900, Textb. of P., II, 339). Daß die Bewegung stets von der Niere gegen die Blase gerichtet ist, läßt sich erklären unter der Annahme, daß die der Niere zunächst liegenden Teile des Ureters die erregbarsten sind und daher

den Rhythmus des ganzen Organs beherrschen, wie das ähnlich für das Herz gilt. In der Tat zeigt sich nach Durchtrennung des Ureters in seiner Mitte die obere Partie viel geneigter, die rhythmische Tätigkeit fortzusetzen als die untere. (Vgl. Engelmann, 1869, A. g. P. 2, 243).

Durch künstliche Reize kann der Ureter an beliebigen Punkten seines Verlaufes in Erregung versetzt werden, worauf sich die Erregung nach beiden Richtungen ausbreitet. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Erregungsleitung rein muskulär ist. Die Anzahl der Kontraktionen scheint von der Absonderungsgeschwindigkeit des Harns wenig beeinflußt zu sein. Engelmann fand 3—6 Kontraktionen pro Minute. Man hat daraus geschlossen, daß die Kontraktionen nicht durch die Füllung des Nierenbeckens angeregt werden. Anderseits kann man nach den äußerst heftigen und schmerzhaften Kontraktionen, die beim Eindringen eines Nierensteines in den Ureter auftreten, nicht bezweifeln, daß eine mechanische Reizbarkeit besteht.

Der Harn sammelt sich nach Durchlaufung des Ureters in der Blase, um aus derselben von Zeit zu Zeit entleert zu werden. Die Blase hat die Fähigkeit sehr verschiedene Füllungen ohne wesentliche Spannungsänderungen aufzunehmen. Man schreibt diese Eigenschaft dem wechselnden „Tonus" ihrer Muskeln zu. Daß eine ständige, aber in ihrer Intensität veränderliche Zusammenziehung vorhanden sein muß, ist kaum von der Hand zu weisen angesichts der Tatsache, daß für sehr verschiedene Füllungen die Spannung der Blase gleich groß oder für dieselbe Füllung verschieden sein kann. Derartiges Verhalten ist an glatten Muskeln wiederholt beobachtet worden (vgl. Mac William, 1902, Proc. R. Soc. 70, 109), wobei namentlich die Temperatur eine große Rolle spielt. Bei der Blase müßte die Änderung der Spannung durch andere Ursachen bedingt sein.

Erreicht der Druck in der Blase einen Wert, der beim Menschen etwa einer Wassersäule von 15 cm und einer Füllung von 150—250 cm entspricht, so stellen sich schwache rhythmische Kontraktionen ein, die in Intervallen von 40—60 Sekunden aufeinanderfolgen und die Vorläufer der Entleerung sind. Tritt dieselbe nicht ein, so steigern sich die Zusammenziehungen zu wehenartigen Krämpfen, bis endlich eine derselben imstande ist, etwas Harn in den Anfang der Harnröhre zu pressen, worauf der Reflex der Harnentleerung seinen Anfang nimmt. Derselbe besteht in einer Zusammenziehung der ganzen Blasenmuskulatur, die bis zur vollständigen Entleerung anhält. Die Harnröhre wird dabei nicht nur passiv gedehnt, sondern ihre Schließmuskeln wahrscheinlich gleichzeitig erschlafft; ferner ist sehr wohl möglich, daß die gut entwickelten Längsfasern der Urethra dabei eine Rolle spielen, indem sie durch ihre Kontraktion die Harnröhre verkürzen, deren Krümmungen mehr oder weniger

ausgleichen und den Kanal erweitern, wozu Längsmuskeln nach Ausführungen Exners (1884, A. g. P. 34, 310) wohl befähigt erscheinen. Der ganze verwickelte Bewegungsmechanismus hört auf zu arbeiten, wenn die zur Blase und zur Harnröhre tretenden Nerven, die aus dem Sympathikus stammenden Nn. hypogastrici und die aus dem Sakralgeflecht kommenden Nn. erigentes s. pelvis (Langley und Anderson, 1895/96, J. of P. 19, 71 u. 372; 20, 372), durchtrennt oder das Lenden- und Sakralmark zerstört wird. Ist dagegen das Lendenmark erhalten aber abgetrennt von dem übrigen Zentralnervensystem, so tritt die Harnentleerung, wie auch die übrigen Funktionen des Urogenitalapparates, in geordneter Weise ein, ja der Reflex gewinnt sogar an maschinenmäßiger Sicherheit (Goltz, 1874, A. g. P. 8, 460). Daß der Wille imstande ist die Harnentleerung für eine gewisse Zeit zu unterdrücken, ist bekannt, doch ist schließlich, wie bei dem willkürlichen Atemstillstand, der Reflex mächtiger als der Wille. Ob der Wille auch auf die Erregung der glatten Muskelfasern, die bei der Harnentleerung in Tätigkeit treten, Einfluß nehmen kann, ist zweifelhaft. Die Unterstützung des Vorganges durch die Bauchpresse ist dagegen bekannt.

Das Epithel der Harnblase ist anscheinend für die gelösten Harnbestandteile (und wohl auch für Wasser) sehr schwer durchgängig, so daß während der Zeit der Aufsammlung eine nennenswerte Änderung der Konzentration nicht stattfindet (Gerota, A. f. P., 1897, 440).

Neunter Teil.

Stoffwechsel, Ernährung und Wärmehaushalt.

Während es bisher noch für kein Organ des tierischen und menschlichen Körpers gelungen ist, eine Bilanz des Stoffwechsels aufzustellen, ist dies für den ganzen Organismus unter gewissen Bedingungen möglich. Darin besteht das Ziel des Stoffwechselversuchs. Zu demselben gehört die Bestimmung des Körpergewichts der Versuchsperson vor und nach dem Versuche, der Menge und Zusammensetzung der Nahrung und ebenso der Menge und Zusammensetzung der Ausscheidungen. Endlich macht sich in neuerer Zeit immer mehr das Bestreben geltend, den Versuch mit einer kalorimetrischen Bestimmung der Wärmeabgabe zu verbinden, so daß neben dem Stoffhaushalt auch der Energiehaushalt festgestellt werden kann. In diesem Falle tritt als weitere Ergänzung hinzu die Ermittlung der Wärmewerte in der Nahrung, in Harn und Kot mittelst der kalorimetrischen Bombe. Die Gesamtheit dieser Bestimmungen umfaßt in der Regel eine Versuchsperiode von 24 Stunden.

Bei der großen Zahl von Bestimmungen und Analysen, die ein Stoffwechselversuch verlangt, müssen gewisse Vereinfachungen Platz greifen, wenn die Aufgabe überhaupt lösbar sein soll.

Die Bestimmung des aufgenommenen Sauerstoffs erfolgt nach den für die Ausführung von Respirationsversuchen oben (S. 114) gegebenen Regeln. Die Analyse der festen und flüssigen Nahrungsmittel wird zunächst dadurch erleichtert, daß man die Mannigfaltigkeit der Kost soweit beschränkt, als mit ihrer Bekömmlichkeit verträglich ist, sie also etwa so einfach wählt, wie dies oben in den Versuchen von Folin über die Harnausscheidung geschehen ist. Ferner wird angenommen, daß alles, was nach Abzug des Wassers und der Salze (Asche) zurück-

bleibt (der organische Trockenrückstand), nur aus Eiweiß, Fett und Kohlehydraten besteht. Ist der Stickstoff des aschefreien Trockenrückstandes nach Kjeldahl bestimmt, so ergibt die Multiplikation der Stickstoffzahl mit 6,25 die entsprechende Eiweißmenge (trockenes Eiweiß besteht zu 16 % oder zu $\frac{1}{6,25}$ aus Stickstoff). Eine zweite Probe des Trockenrückstandes wird mit Äther erschöpft und die extrahierte Menge als Fett in Rechnung gebracht. Der Rest des Trockenrückstandes kommt auf Rechnung der Kohlehydrate nach der Gleichung:

Kohlehydrate = Trockenrückstand — Asche — Eiweiß — Fett.

Bei allen genaueren Stoffwechselversuchen werden diese Ermittlungen ergänzt durch die Bestimmung der eingeführten Menge von Kohlenstoff, die nach den Regeln der Elementaranalyse geschieht.

Die Ausscheidungen werden, soweit sie gasförmig sind (Kohlensäure und Wasserdampf) durch den Respirationsversuch gemessen. Der Harn wird außer auf seine Menge auf Stickstoff und Kohlenstoff untersucht. Die Analyse des Kotes geschieht nach dem gleichen Schema, wie die der Nahrung, d. h. es wird sein Stickstoffgehalt in Eiweiß umgerechnet, das Ätherextrakt als Fett und der Rest des Trockenrückstandes nach Abzug der Asche als Kohlehydrat in Rechnung gestellt. Womöglich wird auch eine Kohlenstoffbestimmung ausgeführt. Die Abgrenzung des zur Versuchszeit gehörigen Kotes ist durchaus nicht leicht. Bei der im allgemeinen geringen Menge des Kotes ist aber ein Fehler nicht von großer Bedeutung. Wie ersichtlich wird die Abgabe von stickstoffhaltigem Material von seiten der Haut als zu geringfügig im Vergleich mit den anderen Ausgaben nicht berücksichtigt. Dagegen ist bei starker Arbeitsleistung die Abgabe von Stickstoff (Harnstoff) durch den Schweiß zu erheblich, als daß sie vernachlässigt werden könnte (Benedict, 1906, J. of Biol. Chem. 1, 263).

Zum Zwecke des Studiums bestimmter Fragen der Ernährungslehre oder besonderer Veränderungen des Stoffwechsels werden den vorstehend aufgezählten Analysen zuweilen noch weitere angeschlossen, die sich auf einzelne elementare Bestandteile oder auch auf bestimmte organische Verbindungen erstrecken.

Das Ergebnis des skizzierten Ganges der Untersuchung ist eine Anzahl von Rohwerten, die dann der rechnerischen Behandlung unterworfen werden müssen. Hierbei wird der Kot gewöhnlich als nicht resorbierte Nahrung betrachtet und seine Bestandteile von letzterer in Abzug gebracht. Sodann wird von der Netto-Einnahme an Stickstoff der Stickstoffgehalt des Harns in Abzug gebracht und eine positive Differenz unter Multiplikation mit 6,25 auf Eiweißansatz, eine negative auf Einschmelzung von Körpereiweiß bezogen. Aus dem Stickstoff

des zersetzten Eiweiß erfährt man durch Multiplikation mit dem Koeffizienten 3,28 (Rubner, 1885, Z. f. B. 21, 324) oder 3,20 (Pflüger, 1892, A. g. P. 51, 234) die zugehörige Kohlenstoffmenge, die man von der gesamten durch Harn und Exspirationsluft ausgeschiedenen Kohlenstoffmenge in Abzug bringt. Es bleibt der Kohlenstoff aus verbranntem Fett und Kohlehydrat. Zur Aufteilung desselben unter die beiden Nahrungsstoffe dient der respiratorische Quotient, von dem angenommen wird, daß er nur zwischen den Werten 0,7 (für Fett) und 1,0 (für Kohlehydrat) schwanken kann. Die zersetzte Fettmenge wird sich dann zur zersetzten Kohlehydratmenge verhalten wie die Differenz 1 — R. Q. zu R. Q. — 0,7 (Prinzip der Schwerpunktskonstruktion).

Die Annahme, daß der respiratorische Quotient nur zwischen den genannten beiden Grenzen liegen könne, ist nicht in allen Fällen zutreffend. Findet Fettbildung aus Kohlehydraten (Mästung) statt, so kann infolge des damit verbundenen Reduktionsvorganges der Quotient größer werden als 1 (1,34 beobachtet von Bleibtreu, 1894, A. g. P. 56, 464; 1901, ebenda 85, 345). Anderseits kann unter besonderen Bedingungen (z. B. im Winterschlaf) Kohlehydrat aus Fett entstehen. Die damit verbundene Sauerstoffspeicherung bedingt ein Absinken des Quotienten auf 0,5 und selbst noch kleinere Werte (Weinland und Riehl, 1907, Z. f. B. 49, 37 und 50, 75). In diesen und ähnlichen Fällen müssen andere Berechnungsweisen angewendet werden, die von der prozentischen Zusammensetzung der zersetzten Nahrungs- oder Körperstoffe aus den Elementen ausgehen und natürlich soviel Gleichungen liefern müssen, als Unbekannte bestimmt werden sollen. (Man vgl. hierzu Benedict, The Influence of Inanition etc., Washington, 1907, p. 36.)

Der Stoffwechsel im Hunger.

Während unter normalen Lebensbedingungen die Verluste an Leibessubstanz durch die Nahrung stets wieder ausgeglichen werden und zerlegende und aufbauende Prozesse innig ineinandergreifen, sind die letzteren im Hungerzustand bedeutend reduziert z. T. sogar aufgehoben. In diesem Sinne stellt der Hungerzustand eine vereinfachte Form des Stoffwechsels dar, dessen Untersuchung von großem Werte ist für das Verständnis der abbauenden Vorgänge im Körper.

Als Beispiel sind in der nachstehenden Tabelle einige Zahlen zusammengestellt, die aus einem Hungerversuche stammen, der vom 15.—19. Febr. 1895 an einem 26jährigen Kandidaten der Medizin im Stockholmer Laboratorium angestellt worden ist. (Tigerstedt, Sk. A. 7, 53.)

Hungerperiode.

1 Tag	2 Körpergewicht kg	3 Stickstoffausscheidung g	4 Kohlenstoffausscheidung g	5 Eiweiß zersetzt g	6 Fett zersetzt g	7 Gesamte Kalorienzahl in großen Kalorien	8 Kalorien pro kg und Stunde
3.	66,99	12,17	197,6	76,1	206,1	2220,4	1,388
4.	65,71	12,85	188,8	80,3	191,6	2102,4	1,338
5.	64,88	13,61	183,2	85,1	181,2	2024,1	1,304
6.	63,99	13,69	180,8	85,6	177,6	1992,3	1,304
7.	63,13	11,47	176,2	71,7	181,2	1970,8	1,308

Die Versuchszeit umfaßt 9 Tage, nämlich 2 Tage in denen analysierte Kost gereicht wurde, sodann 5 Tage Hunger, endlich wieder 2 Tage mit Zufuhr von analysierter Nahrung. Die Tabelle enthält nur die Hungertage.

Das in Stab 2 angegebene Körpergewicht sinkt beständig ab. Bei einem dreißigtägigen Fasten des Hungerkünstlers Succi sank sein Körpergewicht von 63 auf 50,5 Kilo herab (Luciani, Das Hungern, Leipzig, 1890, S. 117). Die Ausscheidung von Stickstoff, Stab 3, und die des Kohlenstoffs, Stab 4, sind direkt bestimmt und daraus die zersetzte Eiweiß- und Fettmenge, Stäbe 5 und 6, berechnet. Die Eiweißmenge ergibt sich durch Multiplikation der Stickstoffausscheidung mit 6,25. Wird die dem Eiweiß zukommende Menge von Kohlenstoff ($3{,}28 \times N$) von dem ausgeschiedenen Kohlenstoff in Abzug gebracht, so erhält man einen Rest von Kohlenstoff, welcher der Einfachheit wegen als nur aus Fett stammend angenommen worden ist. Durch Multiplikation der zersetzten Eiweißmenge mit 4,1, der zersetzten Fettmenge mit 9,3 erhält man die aus beiden Quellen stammenden Wärmemengen, deren Summe im 7. Stab angegeben ist, während der 8. Stab die Reduktion der Zahl auf das Kilo Körpergewicht und eine Stunde enthält.

Wie man sieht, verhält sich die Ausscheidung von Stickstoff und Kohlenstoff verschieden. Während letztere im Lauf des Versuchs ständig abnimmt, steigt die Stickstoffausscheidung und somit die Eiweißzersetzung zunächst an und zeigt erst am 7. Tage einen niedrigeren Wert. Die Fettzersetzung nimmt langsam ab. Der Energieverbrauch pro Kilo und Stunde fällt zunächst ab und bleibt dann vom 5.—7. Tage konstant.

Die anfängliche Steigerung der Eiweißzersetzung scheint beim Menschen die Regel zu sein und höchstens dann auszubleiben, wenn dem Hunger eine sehr eiweißreiche Ernährung vorausgegangen ist (Prausnitz, 1892, Z. f. B. 29, 162). Die Vermutung, daß das Eiweiß anfänglich durch reichlich vorhandenes Glykogen geschützt wird, hat sich als

zutreffend herausgestellt. In den Versuchen von Benedict (1907, Influence of Inanition, S. 463) deren analytische Daten zur Berechnung des Glykogenhaushaltes ausreichen, hat sich fast ausnahmslos ein Absinken der Glykogenzersetzung von einem hohen Werte am ersten Tag zu sehr niedrigen an den folgenden herausgestellt. Zugleich hat aber auch das Bild der Fettzersetzung eine Änderung erfahren, indem auch diese anfänglich steigt und anscheinend länger hoch bleibt als die Eiweißzersetzung. So sind sowohl in einem fünftägigen, wie in einem siebentägigen Fastenversuch die Fettzahlen am letzten Tage immer noch höher wie am ersten, während die Eiweißzahlen bereits unter den anfänglichen Wert herabgesunken sind. Die Wärmeproduktion pro Kilo und Stunde bleibt in den ersten drei Tagen konstant oder steigt etwas an, um dann in geringem Grade abzusinken.

Im wesentlichen gleiche Resultate geben Tierversuche, doch mit dem Unterschied, daß die anfängliche Steigerung der Eiweißzersetzung nicht immer so deutlich hervortritt oder auch ganz fehlen kann, was sich aus dem sehr wechselnden Glykogenvorrat leicht erklärt. Ebenso ist auch die Schnelligkeit, mit der die Stickstoffausscheidung abfällt, sehr verschieden. Es hängt dies ab von dem Ernährungszustand des Tieres bzw. von der Art der vorausgegangenen Ernährung (s. u. S. 192).

Bei länger fortgesetztem Hunger folgt auf die erste Periode der sich mindernden Ausscheidungen eine zweite, in der die Zersetzungen bezogen auf die Einheit des Körpergewichts annähernd konstant bleiben und auch das Verhältnis der Eiweiß- und Fettzersetzung sich nicht ändert. Der Körper hat sich auf den minimalen Stoffverbrauch eingestellt. Tiere, die solchen Versuchen unterworfen werden, zeigen normale Körpertemperatur, verhalten sich sehr ruhig, meist schlafend, und nehmen in der Regel kein Wasser auf. Es scheint somit bei der Zersetzung der Körpersubstanz eine ausreichende Menge Wasser frei zu werden bzw. aus der Oxydation des Wasserstoffs zu entstehen.

Die absolute Größe der in dieser Hungerperiode stattfindenden Zersetzung ist abhängig von dem Alter des Tieres (bei jungen Tieren größer als bei erwachsenen), von der Tierspezies, namentlich aber von der Umgebungstemperatur. Das hungernde Tier reagiert in empfindlicher Weise auf jede Temperaturänderung in der Art, daß mit sinkender Temperatur die Zersetzungsgröße steigt. Diese der Erhaltung der Körpertemperatur dienende Einrichtung wird als chemische Wärmeregulation bezeichnet (vgl. Rubner, Biolog. Gesetze, Marburg, 1887, 10). Bei einer Umgebungstemperatur von 30—35° wird der Hungerstoffwechsel ein Minimum. Bei noch höherer Außentemperatur nimmt der Stoffwechsel wieder zu, gleichzeitig steigt aber auch die Körpertemperatur.

Die ständige Zehrung von dem Körperbestand führt sehließlich zum Hungertod. Der Eintritt desselben kündigt sich in der Regel an durch das Sinken der Körpertemperatur und durch eine Änderung der Zersetzungsvorgänge, darin bestehend, daß die Fettzersetzung auf ein Minimum herabgeht, während die Eiweißzersetzung gleichzeitig stark emporgeht. Der gesamte Energieverbrauch bleibt konstant oder fällt um ein geringes entsprechend der sinkenden Körpertemperatur (vgl. Voit 1881, Handb. der P. 6, 93; Rubner, Gesetze des Energieverbrauchs, Leipzig 1902, 269).

Der Eintritt der dritten Hungerperiode und damit die Dauer des Hungerzustandes überhaupt ist von dem Ernährungszustande des Tieres, von seinem Alter sowie von der Tierart abhängig. Ausgewachsene, fettreiche Tiere ertragen den Hungerzustand am längsten. Das gleiche gilt vom Menschen. Unter solchen Bedingungen sind 50 Tage Hunger beim Menschen (vgl. Lueiani, Das Hungern, Hamburg 1890, 28), 60 Tage beim Hunde, 20 Tage beim Kaninchen beobachtet worden. Winterschlafende Säugetiere schützen sich vor dem Verhungern durch Ablagerung großer Vorräte von Fett und Glykogen, durch Erniedrigung der Körpertemperatur und durch Einschränkung aller Lebensfunktionen auf ein Minimum. Noch besser ausgerüstet für langdauernden Hunger sind die meisten Kaltblüter. Ein berühmtes Beispiel dieser Art ist der Lachs, der während seiner mehrmonatlichen Wanderungen in den Flußläufen keine Nahrung aufnimmt (vgl. Miescher, A. f. A. 1881, 193).

Über die bei Nahrungsenthaltung auftretenden Empfindungen liegen zahlreiche Aufzeichnungen vor, aus denen hervorgeht, daß sie im allgemeinen gut ertragen wird und zu krankhaften Erscheinungen oder schmerzhaften Empfindungen nicht Veranlassung gibt. Zuweilen wird, am ersten oder zweiten Tag, über Hungergefühl, besonders zu den Stunden der üblichen Mahlzeiten geklagt und Kopfweh und Schwindel sind wiederholt beobachtet worden. Doch ist schwer zu sagen, wieviel hierbei die Aufregung und der nicht gerade erheiternde Aufenthalt in einer engen Respirationskammer beiträgt. Nach Abschluß der Hungerzeit fehlt zunächst das Verlangen nach Speise. Erst allmählich kehrt die Eßlust zurück (1897, Sk. A. 7, 31 ff.). Diese Erfahrungen sind beachtenswert im Hinblick auf die bei Geisteskranken so häufige freiwillige Nahrungsenthaltung.

Überblickt man die Erscheinungen des Hungerstoffwechsels, so sind folgende Eigentümlichkeiten hervorzuheben:

1. Der Energieverbrauch des Organismus dauert auch ohne Nahrungsaufnahme fort; er wird auf Kosten seiner chemischen Energie unter Verbrennung von Körpersubstanzen bestritten und führt zur

Abmagerung. Der Energieverbrauch pro Gewichts- und Zeiteinheit ist nur wenig kleiner als im ernährten Zustande. Die Einstellung auf den neuen Wert erfolgt in den ersten Hungertagen.

2. Die Zersetzung von Eiweiß, Fett und Kohlehydrat nimmt im Laufe des Hungerns ab, doch verhalten sich die drei Stoffe durchaus nicht übereinstimmend. Am raschesten fällt die Glykogenzersetzung, die schon nach wenigen Tagen einen minimalen Wert erreicht. Eiweiß und namentlich Fett zeigen in den ersten Tagen in der Regel einen gesteigerten Verbrauch, worauf ein allmähliches Sinken einsetzt. In dieser späteren Zeit sind es dann im wesentlichen nur noch diese beiden Stoffe, die an den Umsetzungen beteiligt sind in der Weise, daß die Fettzersetzung überwiegt. Die Stickstoffausfuhr des Menschen geht in der dritten Hungerwoche auf 5—4 g, entsprechend 31—25 g trockenes Eiweiß herab. Nach Rubner wird beim Hunger ausgewachsener fettreicher Tiere etwa $^1/_{10}$ des täglichen Energiebedarfs aus Eiweiß, der Rest aus Fett gedeckt (1887, Biol. Gesetze 15). In der dritten Periode, die durch die „prämortale" Steigerung der Eiweißzersetzung gekennzeichnet ist, wird der Quotient Eiweißmenge durch Fettmenge größer als 1.

Diese Erfahrungen weisen darauf hin, daß einige Bestandteile des Körpers leichter zersetzt werden als andere, das Glykogen leichter als Fett und Eiweiß und am schwersten anscheinend jenes Eiweiß, welches in die Struktur der lebenden Zelle eingegangen ist. So dürfte wohl die Erscheinung zu deuten sein, daß nach Aufzehrung des größten Teiles des Glykogens und des Fettes ein nochmaliger Anstieg der Eiweißzersetzung stattfindet und zugleich sich die Zeichen der Erschöpfung, des Erlahmens der lebenswichtigen Funktionen einstellen. Es ist nach Analogie des pflanzlichen Stoffhaushaltes nicht unwahrscheinlich, daß ein Teil des Körpereiweiß, so wie Glykogen und Fett, nur als Reservematerial abgelagert ist und daß auf Kosten desselben der größere Teil der Eiweißzersetzung der ersten Hungerzeit bestritten wird. C. Voit hat daher schon vor langer Zeit ein zirkulierendes und ein Organ-Eiweiß unterschieden (vgl. Handb. der P. 1881, 6, 300).

Die Ungleichwertigkeit der verschiedenen Körperbestandteile findet ferner in dem ungleichen Schwund der Organe während des Hungerns ihren Ausdruck. Am stärksten schwindet das Fettgewebe, in zweiter Linie die Muskeln, sodann die Drüsen, besonders die Leber. Am wenigsten büßt ein das Herz und das Nervensystem (Voit, a. a. O. 95). Auch innerhalb der Muskulatur ist, wie das Beispiel des Herzens zeigt, der Schwund kein gleichmäßiger (vgl. hierzu auch Mieseher, a. a. O.).

Das der dritten Hungerperiode eigentümliche Sinken der Fett- und Steigen der Eiweißzersetzung hat Rubner zu der wichtigen Annahme geführt, daß sich die beiden Stoffe nach Maßgabe ihrer nutzbaren Ver-

brennungswärmen vertreten (1881 und 1883, Z. f. B. 17, 214; 19, 313). Dieser Gedanke hat sich im wesentlichen als zutreffend und für die Beurteilung der Stoffwechselvorgänge als überaus fruchtbar erwiesen. Die Stoffwechseländerungen in der dritten Hungerperiode können demnach benützt werden, um die Verhältniszahl zu ermitteln, nach welcher Fett durch Eiweiß vertreten werden kann. Dieser Wert wird als Vertretungswert oder isodynamer Wert (des Eiweißes bezogen auf Fett) bezeichnet. Genauer lassen sich die Werte durch Fütterungsversuche feststellen, auf die nunmehr eingegangen werden soll.

Der Stoffwechsel bei Nahrungszufuhr.

Man unterscheidet zweckmäßig zwischen einer zur Erhaltung des Gewichtes eben ausreichenden (Erhaltungskost) und einer übersehüssigen Kost. Im ersten Falle wird der Energieverbrauch gegen den Hungerzustand nicht merklich verändert; im zweiten Falle findet ein deutlicher Mehrverbrauch statt, der allerdings je nach der Art der gereichten Nahrung verschieden ist (Rubner, 1883, Z. f. B. 19, 327; Gesetze des Energieverbrauchs, Leipzig 1902, 36).

Wird einem hungernden Tiere Nahrung zugeführt, so ändert sich sofort die Zersetzung in dem Sinne, daß an Stelle der Körperbestandteile die Nahrung verbrannt wird. Wird z. B. Eiweiß zugeführt, so steigt die Eiweißzersetzung, während die Fettzersetzung zurückgeht. Wird Rohrzucker gereicht, so sinkt sowohl die Eiweiß- wie die Fettzersetzung. Diese Vertretungserscheinungen sind von Rubner einer eindringenden Untersuchung unterzogen worden (1883, Z. f. B. 19, 313; 1885, 21, 250 und 337). Er konnte den Nachweis führen, daß die Vertretung der Nahrungsstoffe, bezw. einfachst zusammengesetzter Nahrungsmittel sowohl untereinander, wie gegen die im Hunger zu Verlust gehenden Körpersubstanzen merklich nach denselben Verhältniszahlen vor sich geht, nach denen sie sich auch kalorisch vertreten können. Hierzu ist zu bemerken, daß für Eiweiß und Fleisch nicht die in der Bombe ermittelten kalorischen Bruttowerte benützt werden dürfen, sondern die Nettowerte, die nach Abzug der Wärmewerte von Harn und Kot verbleiben (vgl. oben S. 10 und 11).

Das Ergebnis dieser Versuche ist in nachstehender Tabelle zusammengefaßt (Z. f. B. 21, 1885, 356). Sie enthält die Stoffmengen, die mit 100 g Fett gleichwertig oder isodynam sind.

100 g Fett sind isodynam mit:

213 Syntonin	243 Milchzucker
219 Glyzerin	245 Bei Hunger zersetzte Leibessubstanz
229 Stärke	255 Traubenzucker
235 Rohrzucker	
235 Muskelfleisch	

Für die Ernährung mit der gewöhnlichen gemischten Kost ergibt sich, daß die von dem Körper ausnutzbare Energie der Eiweißstoffe ungefähr ebenso groß ist, wie die der Kohlehydrate, so daß es für praktische Zwecke angängig ist, beiden Nahrungsstoffen denselben Wärmewert zuzuschreiben. Wird der mittlere Wärmewert des Nahrungsfettes zu 9,3 Kal. angesetzt, so erhält man folgende Beziehungen (Rubner, 1885, Z. f. B 21, 377):

1 g Eiweiß . . . . . 4,1 Kal.
1 „ Fett . . . . . 9,3 „
1 „ Kohlehydrate . . . 4,1 „

und als Vertretungswerte in runder Zahl

2,3 g Eiweiß = 1 g Fett = 2,3 g Kohlehydrate.

Durch die Kenntnis dieser Beziehungen ist es zuerst möglich geworden, die verwickelten Ernährungsvorgänge von einem einheitlichen Standpunkt zu betrachten und ihren engen Zusammenhang mit dem Wärmehaushalt klarzulegen. Es wird sich unten noch Gelegenheit bieten, auf einige der einschlägigen Fragen näher einzugehen.

Das Verhalten des Menschen und der Tiere sehr reichlich dargebotener Kost gegenüber ist ein verschiedenes. Es kann unter Auftreten des Sättigungsgefühles, ja sogar von Ekel die Aufnahme verweigert werden. Erfolgt die Aufnahme freiwillig oder erzwungen, so kann die Ausnützung eine schlechte sein, d. h. ein beträchtlicher Teil des Aufgenommenen verläßt den Darm in unvollkommen verdautem Zustand. Im allgemeinen ist aber die Fähigkeit des Verdauungstraktes zur Verarbeitung und Resorption reichlich aufgenommener Nahrung, namentlich beim Fleischfresser, eine sehr weitgehende, so daß ein Einströmen übersehüssiger, d. h. die erforderliche Kalorienzahl beträchtlich übersteigender Stoffmengen in die Körpersäfte leicht zu bewerkstelligen ist.

Dem Warmblüter stehen drei Mittel zu Gebote, sich dieser übersehüssigen Stoffmengen zu erwehren:

1. Durch primäre Steigerung der Zersetzung (spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrung (vgl. S. 194) und Änderung der Wärmeregulation in dem Sinne, daß bei gleicher Temperaturdifferenz zwischen Körper und Umgebung mehr Wärme nach außen abgegeben wird;

2. durch Leistung von Muskelarbeit;

3. durch Ansatz von Nahrungsmaterial an den Körper, sogen. Mästung.

Durch Muskelarbeit kann der Energie- und Stoffverbrauch beträchtlich gesteigert werden. Es ist oben S. 185 als stündlicher Energiebedarf pro kg eines hungernden Menschen 1,3 Kal. angegeben worden und es sind Werte bis herab zu 1 Kal. beobachtet (Tigerstedt, 1897,

Nordiskt Med. Ark. Festband, 1). Durch körperliche Arbeit kann der Energieverbrauch auf das dreifache dieses Wertes, bei schwerer Arbeit sogar noch höher steigen.

Die Wärmeregulation des hungernden Tieres, die sog. chemische Wärmeregulation ist, wie oben S. 186 bemerkt wurde, durch die empfindliche Einstellung der Wärmeproduktion je nach der Höhe der Außentemperatur gekennzeichnet. Bei 33° hat die Wärmeproduktion ein Minimum und nimmt von da sowohl beim Sinken wie Steigen der Temperatur zu. Das reichlich ernährte Tier zeigt eine andere Form der Wärmeregulation, die dadurch gekennzeichnet ist, daß innerhalb gewisser Grenzen der Außentemperatur die Wärmeproduktion konstant bleibt und Einrichtungen ins Spiel treten, durch welche die Abgabe der gebildeten Wärme nach außen gesichert wird. Diese Art der Wärmeregulation ist von Rubner als physikalische der chemischen gegenüber gestellt worden (Biol. Ges. Marburg, 1887; Gesetze des Energieverbrauchs, Leipzig 1902, 152 ff.). Die physikalische Regulation wird bewirkt durch Änderung des Blutstroms in der Haut, durch Wasserverdunstung von Haut und Lunge und einige andere mehr sekundäre Vorkehrungen, wie Vergrößerung oder Verkleinerung der ausstrahlenden bezw. abdunstenden Oberfläche, Änderung der Hautbedeckung, des Wohnorts u. a. m. Für den Menschen ist das Bestehen einer solchen Regulation zuerst durch C. Voit nachgewiesen worden; er fand die Kohlensäure-Ausscheidung eines gesunden und ruhenden Menschen im nüchternen Zustande zwischen 14 und 30° Außentemperatur merklich konstant (1878, Z. f. B. 14, 80) und durch neuere Versuche von Rubner und Wolpert (Gesetze, 1902, 203) ist eine annähernd gleichmäßige Zersetzung in noch breiterem Temperaturintervall nachgewiesen. Weitere Ausführungen über Wärmeregulation s. u S. 199 ff.

Änderungen im Kostmaß führen endlich unter sonst gleichen Bedingungen zu Schwankungen der Körpermasse. Hierbei kommt die stoffliche Ungleichwertigkeit der Nahrungs- bzw. Körperbestandteile sehr deutlich zur Erscheinung. Es ist schon bei Besprechung des Hungerstoffwechsels dargelegt worden, daß derselbe ganz überwiegend auf Kosten des Körperfettes stattfindet. Dementsprechend zeigt sich auch, daß der Ansatz von Nahrungsmaterial am leichtesten und im größten Umfange in Form von Fett geschieht. Eiweißstoffe und Kohlehydrate werden als solche nur in relativ geringem Maße zum Ansatz gebracht. Der Grund ist in beiden Fällen ein verschiedener. Die Kohlehydrate können zwar nach ihrer Resorption aus dem Darm in der Leber und in den Muskeln als Glykogen zum Ansatz kommen (S 161). Die Fähigkeit diesen Stoff zu speichern, ist aber, namentlich in den Muskeln eine beschränkte. Was darüber hinaus resorbiert wird und nicht der Zersetzung

anheimfällt, wird in Fett verwandelt und als solches abgelagert. Daß die Fettmast bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten leicht gelingt, ist eine den Landwirten seit langem bekannte Tatsache. Der Nachweis, daß aus den Kohlehydraten Fett entsteht, ist aber erst durch genaue Stoffwechselversuche erbracht worden (vgl C. Voit, 1885, Münchener Sitzungsberichte 28; K. B. Lehmann und E. Voit, 1901, Z. f. B. 42, 619).

Am wenigsten geeignet zur Mästung ist eine vorwiegend aus Eiweiß bestehende Kost. Hunde lassen sich leicht mit sog. Fleischeiweiß ernähren, ein Präparat, das nach Rubner (1885, Z. f. B. 21, 278) gewonnen wird, indem man möglichst fettfreies Fleisch zerkleinert und wiederholt mit warmem Wasser auslaugt. Die wesentlichen Erscheinungen der Eiweißernährung lassen sich übrigens auch bei Fütterung mit magerem Fleisch beobachten.

Wird in der Kost die Eiweißmenge vermehrt, so steigt schon in den nächsten Stunden die Stickstoffausscheidung durch den Harn und der Stoffwechsel des Erwachsenen zeigt das Bestreben, die tägliche Stickstoffausscheidung auf den Wert der täglichen Stickstoffzufuhr einzustellen. Bleibt die Stickstoffzufuhr durch eine Reihe von Tagen konstant, so tritt tatsächlich Gleichgewicht zwischen dem zugeführten und dem ausgeschiedenen Stickstoff ein, ein Zustand, der als Stickstoffgleichgewicht bezeichnet wird (vgl. Voit und Bischoff, Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, München 1860; Voit, Handb. der P. 1881, 6, 104 ff.). Als Beispiel für die Einstellung auf Gleichgewicht bei plötzlicher Steigerung der Stickstoffzufuhr (auf das dreifache) möge der in nachstehender Tabelle zusammengestellte Versuch dienen (C. Voit, 1867, Z. f. B. 3, 79).

Tag	N-Zufuhr	Tägliche N-Abgabe	Differenz
31. Mai 1863	17,0	18,6	— 1,6
1. Juni	51,0	41,6	+ 9,4
2. „	51,0	44,5	6,5
3. „	51,0	47,3	3,7
4. „	51,0	47,9	3,1
5. „	51,0	49,0	2,0
6. „	51,0	49,3	1,7
7. „	51,0	51,0	0,0
		Summe der positiven Differenzen	26,4

Mit Eintritt der größeren Futtermenge steigt sofort die Stickstoffausscheidung, erreicht aber erst am 7. Tage den Wert der Einfuhr. Während dieser Zeit werden 26,4 g N im Körper zurückgehalten, vermutlich in der Form von Vorratseiweiß. Wie vollständig auch in längeren Versuchsreihen der eingeführte Stickstoff in Harn und Kot wieder er-

scheinen kann, ist durch die Versuche von M. Gruber gezeigt worden (1880, Z. f. B. **16**, 367).

Wird andererseits die Eiweißmenge in der Kost vermindert, so sinkt auch die Eiweißzersetzung, so daß es nach einigen Tagen wieder zur Einstellung auf Stickstoffgleichgewicht kommt. Hierbei ist vorausgesetzt, daß die gereichte Eiweißmenge überhaupt ausreichend ist. Trifft dies nicht zu, so wird außer dem Nahrungseiweiß auch noch Körpereiweiß zerlegt, was einem teilweisen Hungerzustand gleichkommt.

Infolge des Bestrebens sich auf Gleichgewicht einzustellen, ist der Ansatz von Eiweiß beim Erwachsenen im allgemeinen nicht möglich, wenn man absieht von den geringen Mengen, welche, wie oben gezeigt, beim Wechsel der Kost zurückgehalten werden können, und wahrscheinlich nicht organisiert werden. Der Erwachsene hat indessen die Fähigkeit zum Eiweißansatz nicht eingebüßt. Eine Neubildung von Zellen als Ersatz für absterbende findet in beschränktem Maße beständig statt. Unter bestimmten Bedingungen z. B. in der Rekonvaleszenz von zehrenden Krankheiten, in der Schwangerschaft u. dgl. kann aber auch beim Erwachsenen ein Ansatz von organisiertem Eiweiß in großem Umfange stattfinden. Zahlreiche Versuche haben ferner gezeigt, daß jede intensive Muskeltätigkeit, insbesondere das sportliche Training mit Eiweißansatz verbunden ist oder wenigstens verbunden sein kann, was in der Zunahme der betätigten Muskeln zum Ausdruck kommt (vgl. Zuntz, Loewy, Müller und Caspari, Höhenklima und Bergwanderungen, Berlin, 1906, S. 270—289). In all diesen Fällen gewinnt der erwachsene Organismus die Fähigkeit zum Eiweißansatz zurück, die er in der Entwickelungszeit in ausgiebigem Maße besessen hat.

Die Tatsache, daß der ausgewachsene Organismus der Eiweißmästung nur in verschwindendem Maße zugänglich ist, und daß er das Bestreben hat sich des überschüssig aufgenommenen Eiweiß alsbald wieder zu entledigen, darf aber nicht so aufgefaßt werden, als ob das überschüssige Eiweiß völlig oxydiert werden müßte. Die Stoffwechseluntersuchungen von Pettenkofer und Voit haben nämlich gezeigt, daß mit dem Stickstoffgleichgewicht nicht notwendig auch Kohlenstoffgleichgewicht verbunden ist. Es kann bei bestehendem Stickstoffgleichgewicht Kohlenstoff aus dem Körper zu Verlust gehen oder auch in ihm zum Ansatz gelangen. Letzteres findet bei sehr reichlicher Eiweißzufuhr statt (M. Gruber, 1901, Z. f. B. 42, 407). Es muß also streng unterschieden werden zwischen der Abspaltung und Ausscheidung des Stickstoffs als Ammoniak bzw. Harnstoff und der Verwendung des stickstoffreien Restes. Letzterer kann verbrannt und als Kohlensäure und Wasser durch die Lunge ausgeschieden werden;

er kann aber auch zurückgehalten werden, wobei die Umwandlung in Zucker (über Milchsäure?) und weiterhin in Fett am wahrscheinlichsten ist.

Immerhin geschieht der Ansatz von stickstoffreiem Material bei Eiweißfütterung niemals in so ausgiebiger Weise, wie bei gemischter Kost, weil, wenigstens beim Menschen, die Bewältigung großer Eiweißmengen bald eine Grenze findet und weil reichliche Eiweißzufuhr den gesamten Energieverbrauch erheblich vergrößert, nach Rubner um 30—40% (Gesetze des Energieverbrauchs S. 327). Dieser Mehrbedarf muß durch das zugeführte Eiweiß gedeckt werden; es ist daher verständlich, daß von dem stickstoffreien Rest des Eiweiß wenig eingespart werden kann.

Die Eigenschaft der Nahrungsstoffe, den Energieverbrauch über das Maß des Hungerstoffwechsels emporzutreiben, heißt ihre spezifisch-dynamische Wirkung (Rubner, Gesetze des Energieverbrauchs, S. 70 und 327). Durch das Aufhören derselben bei Nahrungsentziehung ist die Verminderung der kalorischen Leistung von 1,4 auf 1,3 Kal. pro kg und Stunde bedingt, die in dem oben beschriebenen Hungerversuch am Menschen beobachtet wurde.

Die spezifisch-dynamische Wirkung ist am stärksten beim Eiweiß, geringer beim Fett und am geringsten bei den Kohlehydraten (Rubner, a. a. O. 334). Aus ihr erklärt sich die Tatsache, daß Ansatz (hauptsächlich in Gestalt von Fett) am leichtesten durch Kohlehydrate, am schwierigsten durch Eiweiß zu erzielen ist. Die spezifisch-dynamische Wirkung ist nicht als ein Luxusverbrauch zu deuten, d. h. sie kommt nicht in der Weise zustande, daß um so mehr Substanz verbrannt wird, je größer die Zufuhr ist. Dem widerspricht schon die Abhängigkeit von der stofflichen Beschaffenheit der Nahrung, vor allem aber der Umstand, daß sie — stets innerhalb der Grenzen der physikalischen Regulation — auch dann auftritt, wenn nur eine dem Kalorienbedarf des Hungerzustandes genügende Nahrungsmenge zugeführt wird (Rubner, a. a. O. 334). Sie kann daher nur begründet sein in der größeren oder geringeren Leichtigkeit, mit der die eingeführten Nahrungsstoffe zu den Leistungen des Organismus herangezogen oder wie das oben ausgedrückt wurde, verarbeitet werden können (Rubner, a. a. O. 356).

Eine wichtige Aufgabe der Ernährungsphysiologie ist die Aufstellung von Kostregeln bzw. die Prüfung gegebener Kostmaße auf ihre Zulänglichkeit. Hierbei muß sowohl die stoffliche Zusammensetzung der Nahrung, wie ihr Energiegehalt in Betracht gezogen werden.

Die in der Natur sich darbietenden tierischen und pflanzlichen Nahrungsmittel sind Flüssigkeiten oder wasserreiche Gewebe, die

neben Salzen, eine größere oder geringere Menge von organischen Verbindungen enthalten, namentlich solche, die den drei Gruppen von Nahrungsstoffen zuzuzählen sind. Je reicher ein Nahrungsmittel an solchen Nahrungsstoffen, desto höher ist sein Wert. Neben dem Gehalt an Nahrungsstoffen ist aber auch die Struktur der Nahrungsmittel von Belang insofern, als dadurch ihre Verdaulichkeit und Ausnutzbarkeit wesentlich mitbestimmt wird. So ist das derbe Bindegewebe der Sehnen viel schwerer verdaulich als das lockere intermuskuläre Bindegewebe, die pflanzlichen Nahrungsmittel infolge ihres Zellulosegehaltes im allgemeinen schlechter ausnutzbar als die animalischen. Dazu kommt, daß der Stickstoff der pflanzlichen Nahrung in erheblicher Menge (bis zu 50 %) in nicht eiweißartiger Form enthalten sein kann, wodurch ihr Nährwert vermindert wird.

Über die Zusammensetzung der gebräuchlichen Nahrungsmittel liegen sehr zahlreiche und genaue Untersuchungen vor (vgl. J. König, Chemische Zusammensetzung der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel, 3. Aufl., Berlin 1889). Man wird also für eine gegebene Kost leicht ihren Gesamtgehalt an Eiweiß, Fett und Kohlehydraten ermitteln und unter Zugrundelegung der Rubnerschen Zahlen den kalorischen Nutzeffekt mit einer für die Praxis genügenden Genauigkeit berechnen können.

Der von einer Kost zu verlangende Energiegehalt richtet sich für den Erwachsenen namentlich nach dem Maße körperlicher Arbeit, die er zu verrichten hat. In dem oben beschriebenen Hungerversuch ist der Energiebedarf des jungen Mannes, der nur leichte Arbeit verrichtete, während der Hungerzeit zu 2000 Kal. im Tage oder zu 1,3 Kal. pro kg und Stunde gefunden worden. Es ist sogar bei vollständiger Muskelruhe im nüchternen bzw. hungernden Zustand ein Herabsinken der Zersetzung auf 1 Kal. pro kg und Stunde beobachtet (Johanssen, 1898, Sk. A. 8, 85; Tigerstedt, 1897, Nord. Med. Ark. 37, 1). Berücksichtigt man, daß jede nicht kärgliche Kost den Energiebedarf etwas steigert und daß etwa 10 % der Einfuhr durch den Kot zu Verlust gehen, so wird man bei leichter Arbeit die Energiezufuhr in der Nahrung nicht unter 2400—2500 Kal. im Tag einschränken, während sie bei mittlerer bis schwerer Arbeit auf das 1½ fache bis doppelte und selbst darüber gesteigert werden muß (vgl. Rubner, 1885, Z. f. B. 21, 378 ff., sowie Tigerstedt, 1906, Handb. der P. 1, 441).

Frägt man, in welchen Verhältnissen sich die einzelnen Nahrungsstoffe an der gesamten Zufuhr beteiligen sollen, so muß vor allem eine gewisse Eiweißmenge verlangt werden. Wie der Hungerversuch lehrt, findet Ausscheidung von Stickstoff (in Form von Harnstoff, Ammoniak etc.), aus zerfallendem organischen Eiweiß stammend, unter

allen Umständen statt; es ist die Aufgabe der Ernährung, hierfür einen gleichwertigen Ersatz zu schaffen. Es kann nach den neueren Erfahrungen nicht bezweifelt werden, daß die Möglichkeit besteht, den unvermeidlichen Eiweißverlust zu decken durch eine Eiweißmenge, welche dem im Hunger zersetzten Minimum entspricht (Sivén, 1901, Sk. A. 11, 315). Bedingung hierfür ist, daß neben dem Eiweiß eine dem Kalorienbedarf genügende Menge anderer Nahrungsstoffe gereicht wird. Die Eiweißmenge der Kost darf um so geringer sein, je näher das gewählte Eiweiß dem arteigenen Eiweiß steht (Michaud 1909, Z. phl. C. 59, 405). In Rücksicht darauf, daß das Eiweiß der Nahrung stets verschieden ist von dem des menschlichen Körpers, daß die Ausnutzung nicht immer gleich vollkommen geschieht und daß Veranlassungen zum Eiweißansatz gegeben sein können, wird man auch beim Erwachsenen den Eiweißgehalt der Kost stets reichlicher wählen, als dem Hungerminimum entspricht. Wie groß aber die Eiweißmenge unter den verschiedenen Lebensbedingungen sein soll, läßt sich allgemein nicht bestimmen. (Man vergl. hierzu Benedict, 1906, Am. J. of P. 16, 409.)

Die Erfahrung lehrt, daß der Mensch bei freier Wahl eine gemischte Kost bevorzugt und daß die Variation ihrer Zusammensetzung aus den drei Nahrungsstoffen unter den verschiedensten sozialen Verhältnissen relativ gering ist. Aus einer von Rubner gegebenen Zusammenstellung der Kost zahlreicher Berufsklassen ist zu entnehmen, daß die meisten Menschen ihre Ernährung bewerkstelligen mit einer Kost, die 12—18 % ihres gesamten Kaloriengehaltes in der Form von Eiweiß besitzt. Dies gilt namentlich für die große Zahl der arbeitenden Klassen. Nur bei schwerster körperlicher Arbeit kann die Eiweißzufuhr auf 8—9 % der gesamten Kalorienmenge sinken, während umgekehrt die wohlhabenden Klassen einen Eiweißgehalt von 16—20 % bevorzugen. Der Grund hierfür liegt teils in der natürlichen, durch die Zubereitung noch erhöhten Schmackhaftigkeit der Eiweißnahrung, teils in ihrer Kostspieligkeit. Sie ist teuer nicht nur dem Marktpreise nach, sondern auch insofern, als sie entsprechend ihrer spezifisch-dynamischen Wirkung eine Erhöhung des Kalorienbedarfs bedingt. Die Eiweißnahrung, in Gestalt von Fleisch genommen, ist ferner infolge des Wassergehaltes relativ voluminös, indem auf 100 g frische Substanz treffen

bei Fleisch . . . 96,3 Kalorien
„ Brot . . . 280,2 „
„ Fett . . . . 942,3 „ (Rubner, a. a. O. 404).

Der hohe Kalorienbedarf bei schwerer körperlicher Arbeit bringt es mit sich, daß die kalorienreichen Nahrungsmittel bevorzugt werden.

Der Fettgehalt zeigt in den untersuchten Kostmaßen einen viel größeren Wechsel. Die Zahlen bewegen sich zwischen 2 % (Japaner)

und 46 % (oberbayerischer Holzarbeiter) des gesamten Kaloriengehalts. Neben dem Bedürfnis nach möglichst konzentrierter Kost spielen hier jedenfalls auch örtliche Bedingungen in Gestalt von Klima, Beschaffenheit der vorkommenden Nahrungsmittel, sowie die Gewohnheit eine wichtige Rolle.

Alle untersuchten Kostmaße zeichnen sich durch den Reichtum an Kohlehydraten aus, indem sie 50—70 % des gesamten Kalorienwertes ausmachen. Neben ihrer Billigkeit kommt die geringe spezifisch-dynamische Wirkung als wertvolle Eigenschaft in Betracht. Sie werden ferner im Körper sehr leicht zurückgehalten und teils als Glykogen, teils als Fett (Mästung) zum Ansatz gebracht.

Auf Grund der vorstehenden Beobachtungen und Überlegungen wird man für den Erwachsenen, sofern nicht ungewöhnlich schwere Arbeit zu leisten ist, eine Kost als normal bezeichnen dürfen, in der $^1/_6$ des gesamten Kaloriengehaltes aus Eiweiß, $^1/_6$ aus Fett und $^4/_6$ aus Kohlehydraten besteht (Rubner, 1885, Z. f. B. **21**, 405).

Die anorganischen Nahrungsstoffe.

Zu den notwendigen Bestandteilen der Nahrung gehören nicht nur die bisher ausschließlich betrachteten organischen Stoffe, sondern auch eine Reihe von anorganischen Verbindungen, sowie der atmosphärische Sauerstoff. Die Bedeutung des letzteren für den Energiehaushalt des Körpers und seine Rolle in der Atmung sind schon früher ausführlich besprochen worden, so daß es hier genügt, darauf zu verweisen (vgl. S. 8 u. 109). Die tägliche Sauerstoffaufnahme kann, ohne Muskelarbeit, auf etwa 700 g angesetzt werden.

Für gewöhnlich enthält die Nahrung genügend Wasser, daß eine gesonderte Aufnahme von solchem nicht nötig erscheint. Es ist oben erwähnt worden, daß hungernde Tiere in der Regel kein Wasser nehmen. Dies gilt jedoch nur unter Bedingungen, bei welchen die Ausscheidung von Schweiß vermieden ist. Bei hoher Außentemperatur oder starker körperlicher Arbeit ist reichliche Wasserzufuhr unerläßlich. Wasserarme, lufttrockene Nahrung kann kaum in zureichender Menge zugeführt werden, auch wird die Aufnahme in der Regel bald verweigert. Gelingt die Zufuhr trockener Nahrung, so stellen sich sehr bald bedrohliche Erscheinungen ein und die Tiere gehen unter gesteigertem Eiweißzerfall rasch zugrunde. (Nothwang, 1892, Arch. f. Hyg. **14**, 272; Straub, 1899, Z. f. B. **38**, 537.) Bei der großen Bedeutung, die dem Wasser für den Quellungszustand der Gewebe und für die Konzentration der Körpersäfte zukommt, sind die auffallenden Störungen verständlich. Innerhalb gewisser Grenzen ertragen indessen die Gewebe Änderungen des osmo-

tischen Drucks, wie namentlich durch Versuche an ausgeschnittenen Organen hervorgeht (Overton, 1904, A. g. P. **105**, 243).

Salze werden dem Körper durch Harn und Kot beständig entzogen, es ist Aufgabe der Ernährung den Verlust zu ersetzen. Gibt man Tieren möglichst aschefreie Nahrung, so geht die Ausscheidung von Salzen sehr stark zurück, ohne indessen ganz zu versiegen. Nach etwa zwei Wochen beginnen dann die Zeichen der Salzarmut des Körpers sich einzustellen in Form von Störungen im Gebiete des Muskel- und Nervensystems; zugleich ist die Verdauung erschwert oder aufgehoben und es kommt zum Erbrechen der aufgenommenen Nahrung, die Tiere gehen ein (Forster, 1873, Z. f. B. 9, 297). Vermindert man die Kochsalzzufuhr indem man dem Tiere (Hund) sehr kochsalzarmes Futter (Fleisch) gibt, so geht die Chlorausscheidung im Harn stark zurück. Gibt man dann nach einigen Tagen des Kochsalzmangels ein größere Menge Kochsalz, so ist der während der Verdauungszeit gelassene Harn intensiv alkalisch und enthält reichlich Natriumkarbonat. Der Umschlag ist bedingt durch die reichliche Abscheidung von Salzsäure in den Magen, die offenbar in der Zeit der Kochsalzarmut in geringerem Maße stattfand (Gruber, 1886, Festschr. f. C. Ludwig, S. 68). Es ist daher begreiflich, daß bei fortgesetztem Salzmangel in der Nahrung die Verdauung Schaden leiden muß. Die Verarmung des Körpers an Salzen muß auch die respiratorischen Funktionen des Blutes erschweren, das Gleichgewicht der osmotischen Drucke stören und den Quellungszustand der Gewebe, in denen sich die Salze in fester Lösung befinden.

Aber nicht nur die Anwesenheit von Salzen überhaupt, sondern das richtige Mengenverhältnis derselben ist für den normalen Ablauf der Lebensprozesse unerläßlich, wie namentlich aus den Untersuchungen von Overton hervorgeht (1904, A. g. P. **105**, 176). Eine Vermehrung der Kaliumsalze führt zu Lähmungen, eine Verminderung der Kalziumsalze zu Erregungserscheinungen und weiterhin zur Erschwerung und Aufhebung der Erregungsübertragung im Rückenmark und von Nerv auf Muskel. Dazu ist der Kalk im Verein mit der Magnesia ein wichtiger Bestandteil der Knochen, die bei Kalkentziehung weich und wasserreich werden (E. Voit, 1880, Z. f. B. **16**, 55). Ebenso ist die Aufnahme von Eisen zur Blutbildung, von Phosphor (vermutlich vorwiegend in organischer Bindung, Loewi, 1901, A. e. P. **45**, 158) zur Bildung der Kernsubstanzen unerläßlich.

Bei Aufstellung der Kostmaße wird auf den Gehalt der Nahrung an anorganischen Bestandteilen in der Regel nicht näher eingegangen. Es beruht dies darauf, daß bei der gewöhnlichen frei gewählten, abwechslungsreichen Kost die nötigen anorganischen Bestandteile in ausreichender Menge vorhanden sind. Bei gleichförmiger Ernährung und besonders

im jugendlichen Alter, wo die Aschenbestandteile auch für die Neubildung der Gewebe benötigt werden, ist eine Unterbilanz für den einen oder anderen Aschebestandteil sehr wohl möglich. So ist z. B. nach Bunge die Milch so arm an Eisen, daß der Säugling von dem Eisengehalt einbüßt, den er bei der Geburt mitbringt (Lehrb. Leipzig, 1901, 2, 119).

Zu einer vollständigen Nahrung gehören ferner eine Anzahl von Stoffen, die weder als Energiequellen noch als Ersatz für ausgeschiedene Körperbestandteile gelten können, vielmehr lediglich dazu dienen der Nahrung Eigenschaften zu verleihen, durch die sie auf die rezeptorischen Nerven des Verdauungskanales einzuwirken vermag. Hierzu sind sehr kleine Stoffmengen ausreichend, die als Gewürze und Genußmittel bezeichnet werden (C. Voit, 1876, Z. f. B. 12, 17). Die Bedeutung dieser Stoffe, die den Nahrungsmitteln entweder von Natur anhaften, bei der Zubereitung entstehen oder zugegeben werden, wird durch die neueren Erfahrungen über die Innervation der Verdauungsdrüsen in helles Licht gestellt. Es ist wahrscheinlich, daß diese Stoffe nicht nur für die nervöse, reflektorische Erregung der Drüsen von Bedeutung sind, sondern auch für die direkte, chemische oder sekundäre Erregung. In diesem Sinne ist wohl die Erfahrung von Pawlow zu deuten, daß die Extraktivstoffe des Fleisches für die chemische Erregung der Magensekretion besonders wirksam sind.

Wie es scheint, ist auch ein gewisser Gehalt an unverdaulichem Material in der Nahrung insofern von Bedeutung, als dadurch die Peristaltik und wohl auch die Sekretionen angeregt werden. Namentlich treten im langen Darm der Pflanzenfresser ohne einen gewissen Ballast an Zellulose bald Störungen auf, die verderblich werden können.

Körpertemperatur und Wärmehaushalt.

Der Mensch zählt zu den Warmblütern, d. h. seine Körpertemperatur ist konstant und in der Regel höher als die der Umgebung. Die Konstanz ist keine vollkommene. Es finden unter gewöhnlichen Verhältnissen Schwankungen etwa in der Breite eines Grades statt. Man kann also nur von einer konstanten Mitteltemperatur sprechen, als welche man in der Achselhöhle 37,0, in der Mundhöhle 37,2, im After 37,5 annimmt. Die Schwankungen zeigen eine tägliche Periode: Die niedrigsten Temperaturen beobachtet man in tiefem Schlaf, die höchsten in den Abendstunden. Der Zusammenhang mit Muskelbewegungen zeigt sich darin,

daß durch möglichste Muskelruhe die Schwankungen sehr vermindert werden können (Johansson, 1898, Sk. A. 8, 85). Unter solchen Umständen ist die Einführung von Nahrung ohne deutliche Wirkung (Rancken, 1909, Sk. A. 21, 161). Es ist aber nicht angängig die Muskelarbeit allein für den täglichen Gang der Temperatur verantwortlich zu machen, weil Umkehrung der Lebensweise die Temperaturkurve zwar verändert aber nicht umkehrt (Benedict, 1904, Am. J. of P. 11, 145). Durch Schlaf kann die Temperatur jederzeit herabgedrückt, durch Muskelarbeit rasch gesteigert werden. Durch intensive Anstrengungen können übernormale Temperaturen erreicht werden, bis durch Schweißausbruch dem weiteren Steigen Einhalt getan bzw. die Temperatur zum Sinken gebracht wird (Zuntz und Genossen, 1906, Höhenklima etc. S. 396).

Die Fähigkeit, die Eigentemperatur unter sehr verschiedenen Lebensbedingungen konstant zu halten, verdankt der Warmblüter regulatorischen Einrichtungen, durch die das Gleichgewicht zwischen den produzierten Wärmemengen und den nach außen abströmenden hergestellt wird. Diese regulatorische Leistung hat indessen ihre Grenzen. Durch starke Wärmeentziehungen kann, besonders leicht bei jungen Tieren, die Körpertemperatur erniedrigt werden. Ist die Umgebungstemperatur höher als 33°, so steigt, namentlich in feuchter Luft, die Körpertemperatur an und es treten die Erscheinungen der Überhitzung auf. Steigerungen der Körpertemperatur aus inneren Gründen (Störungen der Regulation) nennt man Fieber.

Es ist bereits oben bei der Besprechung des Stoffwechsels auf die enge Beziehung der Wärmeregulation hingewiesen und die chemische Regulation von der physikalischen unterschieden worden. Die chemische Regulation ist die des hungernden Tieres; sie äußert sich durch eine Abhängigkeit der Zersetzungsgröße und damit der Wärmeproduktion von der Außentemperatur. Indem die Außentemperatur von 0 bis 33° steigt, sinkt die Intensität des Stoffwechsels erst rasch, dann langsam zu dem bei 33° liegenden Minimum. Steigt die Außentemperatur noch höher, so nimmt auch die Zersetzung wieder zu, gleichzeitig aber auch die Körpertemperatur.

Als Beispiel für die äußerst empfindliche Einstellung, auch für nur kleine Änderungen der Außentemperatur, können nachstehende Versuchsresultate von Rubner dienen (Biol. Gesetze, Marburg, 1887, 13), welche die Abhängigkeit der Kohlensäureausscheidung ausgewachsener hungernder Meerschweinchen von der Außentemperatur erkennen lassen.

Außentemperatur	Temperatur des Tieres	CO_2 pro kg und Stunde in g
0	37,0	2,905
11,1	37,2	2,151
20,8	37,4	1,766
25,7	37,0	1,540
30,3	37,7	1,317
34,9	38,2	1,273
40,0	39,5	1,454
Derselbe Versuch an einem jungen Tiere:		
0	38,7	4,500
10	38,6	3,433
20	38,6	2,283
30	38,7	1,778
35	39,2	2,266

Noch anschaulicher werden die Ergebnisse durch die Kurven der Fig. 34. Das junge Tier zeigt entsprechend seiner relativ größeren Körperoberfläche höhere Werte der Kohlensäurebildung. Im übrigen ist der Verlauf der beiden Kurven ein überaus ähnlicher.

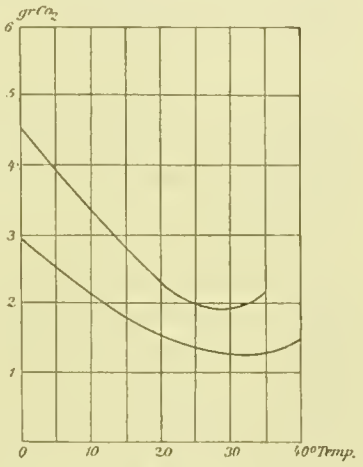


Fig. 34. Die Kohlensäure-Ausscheidung von Meerschweinchen (pro kg und Stunde) in ihrer Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Die obere Kurve bezieht sich auf ein junges, die untere auf ein ausgewachsenes Tier. Nach Rubner.

Die Vergrößerung des Gaswechsels in niederer Umgebungstemperatur war schon Crawford (1788, On animal heat, 2nd. Ed. London) und Lavoisier (Oeuvres t. 2) bekannt. Zur Erklärung nahm man an, daß der bei niederer Temperatur dichtere Sauerstoff in der Lunge eine stärkere Verbrennung entfache. Diese Vorstellung wurde als unzureichend erwiesen durch die Versuche von B. Brodie (1811 und 1812, Phil. Trans. London **101** und **102**, u. Reils Arch. **12**, 137 u. 199). Dieselben ergaben, daß Durchschneidung des Halsmarkes, Vergiftung mit Kurare oder (blausäurehaltigem) Bittermandelöl zu raschem Sinken der Körpertemperatur führen. Damit war eine Beteiligung des Nervensystems an der Regulation erwiesen, die durch zahlreiche spätere Versuche bestätigt worden ist. Dagegen ist es Brodie noch nicht gelungen, nach den genannten Eingriffen eine Änderung des Gaswechsels zu finden.

Dieser Nachweis wurde erst durch die Versuche von Pflüger (1872, A. g. P. 5, 629) erbracht, welcher zeigte, daß die Tiere mit durchschnittenem Halsmark sich in bezug auf Körpertemperatur und Gaswechsel wie Kaltblüter verhalten. Man vergl. hiezu auch Zuntz (1876, A. g. P. 12, 522; Pflüger, 1878, ebenda 18, 255). Besonders deutlich zeigt sich die Wirkung der Markdurchschneidung in den Versuchen von Pembrey (1894/95 J. of P. 17 und 1898, Textb. of P. I., 859).

Vor der Durchscheidung. Viertelstündige Perioden			3 Stunden nach Durchschneidung des Brustmarkes. Viertelstündige Perioden		
CO_2 in Decimilligramm	Temperatur der Umgebung	Bemerkungen	CO_2 in Decimilligramm	Temperatur der Umgebung	Bemerkungen
391	25,0°	Maus ruhig	222	22,0	Maus ruhig
372	24,0°	„ „	229	22,0	„ „
558	12,5°	„ unruhig	250	11,75	Lebhafte Bewegungen in den Vorderbeinen
572	12,5°	„ „	158	11,75	Maus ruhig

Während die unverletzte Maus chemisch reguliert, d. h. um so mehr Wärme produziert je niedriger die Außentemperatur ist, zeigt das operierte Tier bei überhaupt geringerer Zersetzungsgröße ein Fallen derselben mit der Temperatur.

Das Gewebe, dessen gesteigerte Zersetzung für den Wärmeverlust in kühler Umgebung in erster Linie aufkommt, sind die Muskeln. Hierfür spricht vor allem die Aufhebung der Regulation durch Kuraresierung. Ferner ist bekannt, daß die chemische Wärmeregulation am nüchternen Menschen ausbleibt, wenn er durch Willensanstrengung oder infolge von Abhärtung auf Abkühlung nicht mit erhöhtem Muskeltonus oder Zittern antwortet (Loewy, 1890, A. g. P. 46, 189; Johansson, 1897, Sk. A. 7, 123). Es scheint somit, daß die Muskeln die chemische Wärmeregulation vollziehen, weniger durch Leistung mechanischer Arbeit als durch unauffällige, der Beobachtung leicht entgehende Spannungszunahme und ev. durch fibrilläre Zuckungen.

Wie die chemische Regulation, so ist auch die physikalische Regulation der Temperatur unter der Herrschaft des Nervensystems. Die physikalische Regulation gewährleistet innerhalb gewisser Temperaturgrenzen, etwa zwischen 15° und 35°, Konstanz des Stoffwechsels, weil durch besondere Einrichtungen dafür gesorgt ist, daß die produzierte Wärmemenge nach außen abfließt. Hierzu dienen Veränderungen

im Blutstrom der Haut und in der Wasserverdunstung von Haut und Lunge. Bei hoher Außentemperatur rötet sich die Haut des Menschen und bedeckt sich schließlich mit Schweiß. Stärkere Verdunstung von der Lunge spielt beim Menschen nur dann eine Rolle, wenn infolge von Muskelanstrengungen die Atmung tief und rasch wird. Beim Hunde tritt die Wasserverdunstung von der Zunge und der Respirationsschleimhaut an Stelle der Schweißabsonderung.

Die äußere Temperatur hat bekanntlich eine direkte Wirkung auf die Gefäßmuskeln. Kälte erhöht ihren Tonus, Wärme erschlafft ihn (Mac William, 1901, Proc. R. Soc. 70, 109; O. B. Meyer, 1906, Z. f. B. 48, 352). Die Abgleichung der Gefäßweite in den verschiedenen Abschnitten des Kreislaufs und die Regelung des Blutdruckes ist aber zweifellos eine Leistung des Nervensystems, speziell des Gefäßzentrums, wie insbesondere aus den Versuchen von Willebrands hervorgeht, der den Einfluß einer lokalen Heißluftbehandlung auf den Blutkreislauf studierte (1907, Sk. A. 19, 123). Er fand eine Blutdrucksteigerung durch reflektorische Erregung des Splanchnikus bei gleichzeitiger Hyperämie in den oberflächlichen Gefäßgebieten. Hierdurch sowie durch die Schweißsekretion wird der Überhitzung entgegengearbeitet.

Die Blutgefäße der Haut bringen das körperwarme Blut bis dicht an die Oberfläche heran, wo es einen Teil seiner Wärme nach außen abgibt. Je weniger Blut durch die Haut strömt, ein desto kleinerer Teil der ganzen Blutmasse unterliegt der Abkühlung. Werden die oberflächlichen Blutgefäße bis zur Blutleere kontrahiert, so rückt die wärmeabgebende Blutfläche in größere Tiefe der Haut, das Temperaturgefälle in der Haut nimmt ab und proportional damit die nach außen abgegebenen Wärmemengen.

Genügt die Hyperämie der Haut nicht mehr, um die überschüssige Wärme nach außen abzugeben, so tritt die Schweißsekretion helfend hinzu. Dieselbe wird durch Nerven eingeleitet, die mit den ventralen Wurzeln aus dem Rückenmark austreten und dann in den Sympathikus übergehen (Goltz, 1875, A. g. P. 11, 71 u. 72; Luchsinger, 1883, Handb. der P. 5. I, 421; Langley, 1891, J. of P. 12, 347 und 1894, 17, 296).

Die Schweißsekretion stellt infolge der hohen Verdampfungswärme des Wassers ein sehr ausgiebiges Mittel zur Herabsetzung der Körpertemperatur dar. Jeder Gramm von der Haut verdunstenden Wassers entzieht dem Körper ungefähr 0,6 Kal. oder etwa $^1/_7$ der Wärmemenge, die bei der Verbrennung von 1 g Eiweiß oder Kohlehydrat im Körper entsteht. Durch 4 l Schweiß könnten somit 2400 Kal., d. h. der tägliche Wärmeverlust eines leicht arbeitenden Menschen, dem Körper entzogen werden. Eine geringe Absonderung kochsalzarmen Schweißes findet übrigens beständig statt (Schwenkenbecher, 1903, D. A. f. klin.

Med. 79, 29). An der Wärmeabgabe durch Verdunstung ist auch die Lunge beteiligt, indem sie die Atmungsluft für die Temperatur des Körpers mit Wasserdampf sättigt. Wird infolge von Muskelanstrengung die Atmung vertieft, so wächst die Wärmeabgabe im gleichen Verhältnis. Exner (1909, Wien. klin. Wochenschr., Nr. 17) hat darauf hingewiesen, daß infolge der Wasserverdunstung die Lungen eine kühlende Wirkung auf das Herz, das sie nahezu von allen Seiten umschließen, ausüben müssen und Versuche, welche auf seine Anregung von Yoshimura ausgeführt wurden, haben in der Tat ergeben, daß die Muskelmassen in der linken Kammer stets wärmer sind als die Lunge und auch wärmer als das in der Kammer vorhandene Blut (1909, A. g. P. 126, 239).

Aus den vorstehenden Angaben geht hervor, daß die Wärmeregulation (chemische wie physikalische) auf die Mithilfe zahlreicher zentrifugaler Nerven für die Muskeln, die Gefäße, die Schweißdrüsen, und die Atmung angewiesen ist Es liegt daher die Annahme nahe, daß die Intensität und Ausbreitung der Erregungen durch ein zentrales Organ bestimmt wird, ähnlich wie es für die Atmung, die Herztätigkeit, die Innervation der Gefäße nachgewiesen ist. Das fragliche Organ müßte in seiner Tätigkeit in erster Linie von der Körpertemperatur abhängig sein, dann aber auch von der Nahrungszufuhr (Wechsel zwischen chemischer und physikalischer Regulation). Nun besitzt der Körper in seinen Kälte- und Wärmenerven und den zu ihnen gehörigen Gehirnteilen nervöse Apparate, die auf Temperaturen in sehr feiner Weise reagieren. Trotzdem ist es nicht glaubhaft, daß sie die Einstellung der Körpertemperatur auf einen bestimmten nur äußerst wenig schwankenden Wert bewerkstelligen,weil ihre Indifferenztemperatur, d. h. die Temperatur, bei welcher weder kalt noch warm empfunden wird, in der Regel um mehrere Grade unter der Körpertemperatur liegt und außerdem in weiten Grenzen veränderlich ist. Eine größere Bedeutung dürfte dem Temperatursinn für die physikalische Regulation zukommen, insoferne als bei Annäherung der Außentemperatur an die Grenzen des physikalischen Regulationsbereiches das Gefühl der Behaglichkeit aufhört und der Mensch veranlaßt wird in bewußter Weise in die Regulation einzugreifen durch Änderung der Muskeltätigkeit, der Körperhaltung, der Kleidung, der Temperatur des Wohnraumes u. dgl. mehr.

Eine gewisse Wahrscheinlichkeit spricht demnach dafür, daß die Regulation beherrscht wird von einem Organ, das auf die Eigentemperatur des Körpers eingestellt ist und jede Abweichung von derselben durch entsprechende Maßnahmen zu korrigieren sucht. Ein solches Organ ist aber bisher nicht nachgewiesen. Daß ein Schnitt zwischen Rückenmark und Gehirn die Fähigkeit zur Regulation vernichtet, ist leicht verständlich, weil die natürliche Atmung ausgeschaltet wird und durch

künstliche ersetzt werden muß, weil die Blutgefäße des Rumpfes und der Glieder erschlaffen, der Blutdruck sinkt und das Gehirn die Herrschaft über die Muskeln einbüßt. Auch die Änderungen der Körpertemperatur, die nach Verletzung verschiedener Gehirnteile beobachtet worden sind, liefern keine eindeutigen Beweise, weil es sich hierbei um eine veränderte Innervation der Gefäße handeln kann.

Diese Bedenken gelten nicht für die Temperatursteigerung, die auf tiefe Einstiche in den Streifenhügel des Großhirns eintritt (Wärmestich). Hier wird, wie O. Schultze gezeigt hat (1899, A. e. P. **43**, 193), das Steigen der Körpertemperatur durch vermehrte Wärmeproduktion hervorgerufen, bei der hauptsächlich die Kohlehydrate des Körpers verbrannt werden. Hungernde und glykogenfreie Tiere reagieren daher schwer oder gar nicht auf den Eingriff (Rolly, 1903, D. Arch. f. klin. Med. **78**, 250). Dabei ist die Wärmeabgabe nicht gesehmälert. Indessen kann auch dieser Versuch nicht als Beweis gelten für die Existenz eines regulierenden Zentrums in dem genannten Gehirnteile, weil der Erfolg der Verletzung nur wenige Tage anhält und ausgedehnte Verstümmelungen des Großhirns mit Einschluß des Streifenhügels das Vermögen der Regulation nicht aufheben (Goltz, 1892, A. g. P. **51**, 591). Die Frage muß vorläufig unentschieden bleiben.

Zehnter Teil.

Die Leistungen der Muskeln.

Die quergestreifte Muskulatur der Wirbeltiere und des Menschen kommt vor entweder in Gestalt ein-, höchstens zweikerniger kurzer verästelter Zellen, die miteinander zu einem Netze verwachsen sind: Aus solchen Stücken besteht der Herzmuskel, dessen Eigenschaften im dritten Abschnitt behandelt wurden. Oder in Gestalt von vielkernigen, langen zylindrischen Strängen: Die Fasern des Skelettmuskels. Die Muskelfasern sind im Sinne der Histologie Zellen, die aus ihren embryonalen Dimensionen durch Verlängerung und Kernwucherung sehr stark in einer Richtung herausgewachsen sind. Bei der Dicke eines Haares können sie viele Zentimeter lang sein. Sie gehören mit gewissen Elementen des Nervensystems zu den größten Zellen des menschlichen Körpers. Eine größere Zahl solcher Fasern — z. B. 500 im Sartorius des Frosches — wird durch Bindegewebe zu einem Muskelindividuum der Anatomie verbunden. Das Bindegewebe der Muskeln und ebenso das Sarkolemm der einzelnen Faser ist für Wasser und die in ihm gelösten Stoffe im allgemeinen leicht durchgängig; kolloidale Körper wie Eiweiß, Dextrine und dgl. dringen dagegen schwer oder gar nicht ein. Das Protoplasma der Muskelfasern ist entweder zum größten Teil in Fibrillen differenziert — protoplasmaarme, helle, meist auch blasse Fasern —, oder es findet sich neben den Fibrillen viel undifferenziertes Sarkoplasma — protoplasmareiche, trübe, meist rote Fasern. Die beiden Faserarten haben verschiedene Eigenschaften, die trüben Fasern namentlich einen trägeren Ablauf der Erregung. Knoll fand, daß die Augenmuskeln, die Kaumuskeln, das Zwerchfell vorwiegend aus trüben Fasern bestehen: protoplasmareich sind auch die Muskeln des Herzens. Wahrscheinlich steht diese Beschaffenheit mit der andauernden Arbeitsleistung in Zusammenhang.

Der ruhende oder erschlaffte Muskel ist, sofern er nicht durch eingewachsene Sehnen versteift wird, ein sehr weiches Gebilde, das in bezug auf seine Konsistenz mit einer Gallerte verglichen werden kann. Wie diese ist er elastisch und, solange es sich um geringe Formänderungen handelt, leicht deformierbar.

Der praktischen Wichtigkeit wegen ist am genauesten untersucht das Verhalten gegen Zug in der Richtung der Fasern. Zur Feststellung der Längenänderungen, die hierbei auftreten, wird das eine Ende des Muskels unverrückbar befestigt, das andere mit einem Hebel verbunden, der die Änderungen vergrößert aufschreibt. Durch den Hebel ist zugleich eine Führung der Bewegung gegeben, die in eine bestimmte, zur Drehungsachse senkrechte Ebene gezwungen wird. Hängt man unterhalb des Muskels Gewichte an den Hebel, mißt die zugehörigen Muskellängen und trägt sie in ein Netz ein, so erhält man eine Kurve nach Art der Fig. 35, in der die Längen nach unten und die Gewichte nach rechts abgetragen sind. Die Länge des unbelasteten Muskels, seine sogen. natürliche Länge, war im vorliegenden Falle 8,6 cm. Die Kurve lehrt, daß die Länge durchaus nicht proportional der Spannung wächst, daß vielmehr für eine gegebene Längenänderung ein um so größerer Spannungszuwachs erforderlich ist, je stärker der Muskel bereits gedehnt ist. Berechnet man aus der ersten, durch die Spannung von 10 g bewirkten Längenzunahme den Elastizitätsmodul, so erhält man einen Wert von ungefähr 0,003 kg-Gew./mm². Die entsprechenden Werte der Metalle sind millionenmal größer. Die Elastizität des Muskels ist also sehr gering, wenn man darunter die Kraft versteht, die durch Dehnung hervorgerufen wird. Dem entspricht die Erfahrung, daß gelähmte Glieder sich so zu sagen widerstandslos in jede Stellung bringen lassen.

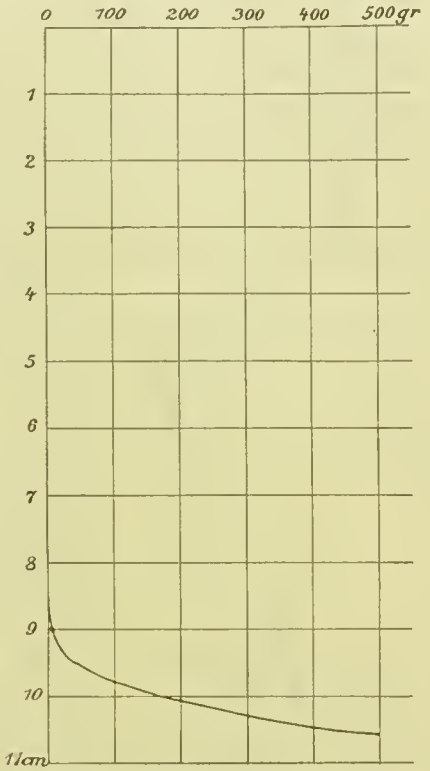


Fig. 35. Dehnungskurve eines Froschmuskels (Doppel-Gracilis und -Semimembranosus) von 8,6 cm natürlicher Länge.

Werden die Gewichte allmählich wieder abgenommen, so kehrt der

Muskel in einer ähnlichen aber tiefer liegenden Kurve gegen den Ausgangspunkt zurück, den er jedoch nicht erreicht. Der Muskel ist zunächst länger als zuvor. Es bleibt ein Unterschied zwischen seiner jetzigen und der früheren natürlichen Länge bestehen, der allerdings mit der Zeit sich verkleinert und auch Null werden kann. Sowie hier die natürliche Länge eine Abhängigkeit von der Zeit zeigt, so auch die einer bestimmten Belastung zugehörige Länge. Wird ein Gewicht an den Muskel gehängt, so schließt sich an die erste augenblickliche Dehnung eine weitere, mit der Zeit langsam fortschreitende, an. Diese Zustände unvollkommenen Gleichgewichts werden als elastische Nachwirkung bezeichnet.

Es entsteht die Aufgabe die störende Nachwirkung auszuschließen, indem man die Zu- und Abnahme der Spannungen möglichst rasch durchführt. Zu diesem Zwecke hat Blix den Muskelindikator konstruiert, dessen von Schenck vereinfachte Form durch Fig. 36 dargestellt wird. (Vgl. 1892, Skand. Arch. 3, 305; 1900, A. g. P. 79, 360.) Das Instrument besteht aus einem metallenen Winkel W, an dessen langem, horizontalen Schenkel der Muskel M befestigt ist, während der kurze vertikale Schenkel das Achsenlager für den einarmigen Hebel H trägt. Der leichte aber möglichst starre Hebel setzt sich in eine kurze Stahllamelle L fort, mit deren freiem Ende die untere Sehne des Muskels verknüpft ist. Unterhalb des Angriffspunktes des Muskels befindet sich eine schräg nach abwärts gerichtete Schreibfeder, die mit ihrer Spitze eine berußte Platte berührt. Bei Verkürzungen oder Verlängerungen des Muskels schreibt die Spitze der Feder Bogenlinien mit der Hebelachse als Mittelpunkt. Ändert sich die Spannung durch den Zug eines Gewichtes an dem Hebel, so wird die Stahllamelle durchgebogen und die Spitze der Feder schreibt Kurven, die annähernd als Kreisbögen betrachtet werden können, mit dem Angriffspunkt des Muskels als Mittelpunkt. Man erhält, wie aus Fig. 37 zu ersehen ist, ein krummliniges Koordinatensystem, in dem die Längenzunahme des Muskels nach unten, die Spannungen nach rechts geschrieben sind.

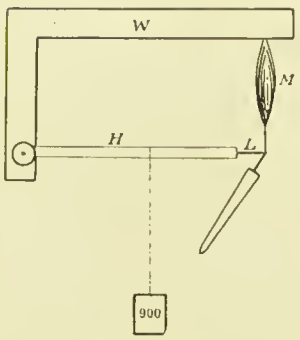


Fig. 36. Muskelindikator nach M. Blix.

Führt man mit dieser Einrichtung Spannung und Entlastung des Muskels in einem Zuge durch, sog. zyklische Deformation, so erhält man eine Kurve von der Art der auf S. 209 in Fig. 37 dargestellten. Eine erste derartige zyklische Deformation liefert eine ungeschlossene Kurve, d. h. der Muskel kehrt bei der Entlastung nicht genau in den Ausgangs-

punkt zurück, er bleibt etwas länger. Durch wiederholte derartige Beanspruchungen gerät der Muskel aber in einen konstanten Zustand, so daß er den Ausgangspunkt genau wieder erreicht und jede Kurve mit der vorhergehenden zusammenfällt. Immer bleibt aber die Entlastungskurve stärker gekrümmt, so daß sie mit der Dehnungskurve das in der Figur sichtbare sichelförmige Feld einschließt (Malmström, 1895, Sk. A. 6, 236). Diese Anpassung der elastischen Eigenschaften des Muskels an die Art der Beanspruchung, die übrigens in ähnlicher Weise, wenn auch in geringerem Ausmaße, an anorganischem Material zu beobachten ist, wird als Akkommodation bezeichnet. Sie dürfte bei der Einübung bestimmter Bewegungen eine die Sicherheit des Erfolgs unterstützende Rolle spielen.

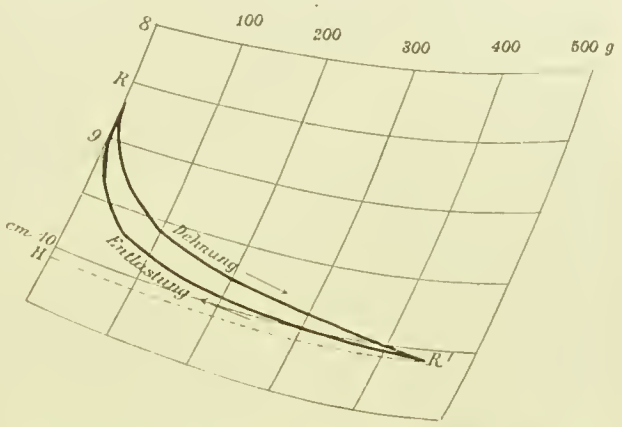


Fig. 37. Zyklische Deformation eines ruhenden Muskels durch den Muskelindikator. Der Muskel (Doppel-Gracilis des Frosches) hat eine natürliche Länge von 8,7 cm.

Wie A. Fick gezeigt hat (Mechanische Arbeit und Wärmeentwicklung etc., Leipzig 1882, 41), ist das dreieckige Flächenstück, das von der Dehnungskurve RR′, der Abszisse R′H und der Ordinate HR eingeschlossen wird, gleich der Arbeit, die von der bis zu 450 g anwachsenden dehnenden Kraft an dem Muskel geleistet wird, und ebenso das von der Entlastungskurve R′R und den erwähnten beiden anderen Linien eingeschlossene Dreieck gleich der Arbeit, die bei der Entspannung aus dem Muskel wieder zurückgewonnen wird. Es stellt daher das sichelförmige Feld zwischen der Dehnungs- und Entlastungskurve die Arbeit dar, die bei der zyklischen Deformation verloren geht. Da die Entlastungskurve zu dem Ausgangspunkt zurückkehrt, der Muskel somit durch den Versuch seine mechanischen Eigenschaften nicht ändert, so kann die fragliche Arbeit nur zur Über-

windung der inneren Reibungswiderstände aufgewendet worden sein, wobei sie in Wärme übergeführt wird. Im vorliegenden Falle beträgt die verlorene Arbeit etwa 40 g cm und die entsprechende Erwärmung des Muskels $0{,}0003^0$.

Wird der gleiche Versuch an einem Muskel ausgeführt, der sich in andauernder, sog. tetanischer Erregung befindet, so erhält man sehr wechselnde Erfolge, indem die Entlastungskurve bald höher bald tiefer

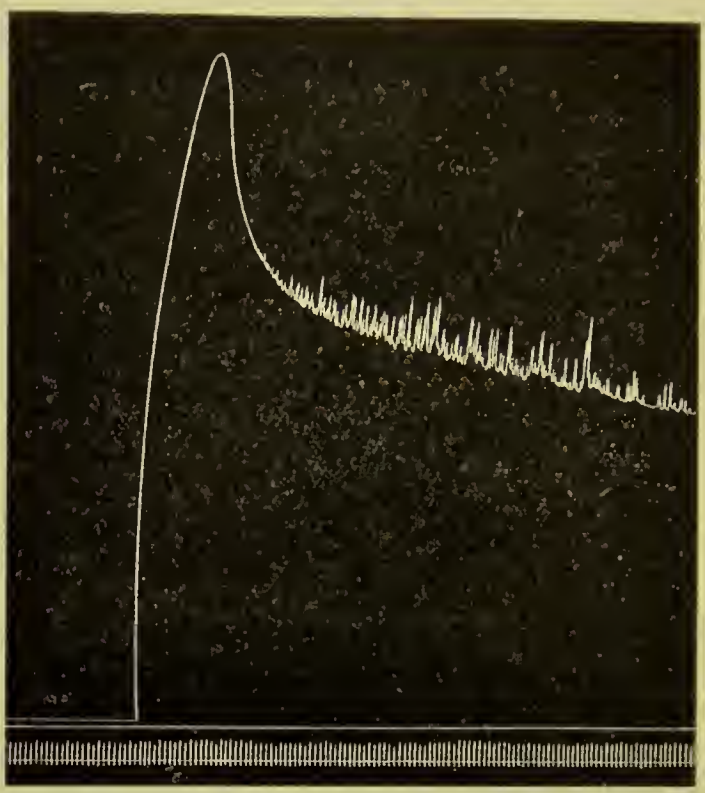


Fig. 38. Tetanische Verkürzung eines Wadenmuskels unter der Wirkung von Wechselströmen. Unten Sekundenmarken.

liegt als die Dehnungskurve, gegebenenfalls auch mit ihr zusammenfallen kann. Die Entlastungskurve liegt der Dehnungskurve bald nahe, bald weit von ihr entfernt; die Kurven können nahezu geradlinig oder aber gekrümmt sein; neben einfachen Krümmungen mit der Konkavität nach oben kommen auch doppelte oder S-förmige Krümmungen zur Beobachtung (Blix, 1894, Sk. A. 5, 173). Diese Erfahrungen machen es wahrscheinlich, daß der erregte Zustand des Muskels nicht ein konstanter neuer Gleichgewichtszustand ist wie der der Ruhe, sondern von der Zeit und von der Art der mechanischen Beanspruchung abhängt.

Die Richtigkeit der letzteren Vermutung erweist sich, wenn man einen Muskel bei konstanter Spannung durch einen Wechselstrom in andauernde Erregung versetzt, während er gleichzeitig seine Länge auf der berußten Trommel verzeichnet. Fig. 38 zeigt einen solchen Versuch. Abgesehen von den zitternden Bewegungen, die sich im späteren Verlauf der Kurve einstellen, ist der Anfangsteil durch einen beständigen Wechsel der Höhe ausgezeichnet. Die Kurve steigt steil empor, erreicht einen scharf ausgeprägten Gipfel und sinkt dann sofort wieder ab. Da der physikalische Vorgang des Wechselstroms, der zur Reizung dient, solche Veränderungen nicht aufweist (wie sich z. B. mit Hilfe eines Telephons leicht feststellen läßt), so tritt hier eine Eigentümlichkeit des Muskels zu Tage, die offensichtlich darin besteht, daß die in einem gegebenen Zeitelement gesetzte Erregung auf die nachfolgenden modifizierend einwirkt. Die Dauererregung stellt sich nach dieser Auffassung dar als eine verwickelte Summation von Einzelerregungen, die in ihrem typischen Ablauf und in ihrer gegenseitigen Beeinflussung erst bekannt sein müssen, bevor das Verhalten des tetanisierten Muskels verstanden werden kann.

Die Muskelzuckung.

Wird die Aufgabe gestellt, das Verhalten des Muskels gegen einen einzigen momentanen Erregungsanstoß zu untersuchen, so bringt man die Enden des Muskels in leitende Verbindung mit den Polen der sekun-

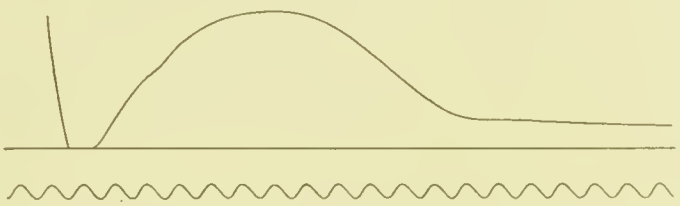


Fig. 39. Zuckung eines Gastrocnemius, darunter die Kurve einer Stimmgabel von 100 Schwingungen in der Sekunde. Der Moment der Erregung wird durch die steil auf der Abszisse stehende Bogenlinie links angezeigt.

dären Spule eines Induktoriums. Durch Schluß oder Öffnung des primären Kreises wird ein einziger Induktionsschlag erzeugt (Schließungs- bezw. Öffnungsschlag). Der Muskel schreibt mittelst seines Hebels auf einer rasch laufenden Trommel. Letztere ist zweckmäßig mit einer Vorrichtung versehen, durch welche die Schließung oder Öffnung des primären Kreises automatisch geschieht.

Das Ergebnis ist aus Fig. 39 zu ersehen. Die wagrechte Linie ist von dem ruhenden Muskel geschrieben; sie entsteht, wenn die Trommel

sieh dreht, während die Reizauslösung abgestellt ist. Wird letztere in Tätigkeit gesetzt, so trifft den Muskel bei bewegter Trommel ein Reiz, dessen Wirkung auf die Muskellänge durch die über die Horizontale sich erhebende Kurve angezeigt wird. Unterhalb schreibt eine Stimmgabel von 100 Schwingungen ihre Wellen. Wird endlich die Trommel ganz langsam an den Auslösungskontakt herangeführt, so entsteht der Reiz bei unbewegter Trommel und die Kurve ist zu einer Bogenlinie zusammengesehoben. Die Kurve wird als Zuckungskurve bezeichnet bzw. da sie eine Darstellung der wechselnden Längen des Muskels gibt, als Längenkurve.

Helmholtz hat nachgewiesen, daß die Dauer eines Induktionsschlages gegenüber den hier in Betracht kommenden physiologischen Zeiten verschwindet (A. f. P. 1850, 296). Der zeitliche Ablauf des Erregungsvorganges wird somit durch den erregenden Vorgang oder den Reiz nur eingeleitet und läuft nach inneren, dem Muskel eigentümlichen Gesetzen ab. Man muß annehmen, daß der Reiz eine chemische Änderung setzt, die dann andere in bestimmter Reihenfolge nach sich zieht. Diese Veränderungen führen nicht sofort zu einer sichtbaren Verkürzung des Muskels, sondern es vergeht eine meßbare Zeit, die als die Zeit der verborgenen Erregung oder als Latenzzeit bezeichnet wird. Sie mißt in dem vorliegenden Beispiel etwa 0,009 Sek. Ihre Dauer ist in hohem Maße abhängig von den mechanischen Bedingungen, unter denen die Zuckung abläuft. Durch die Wahl kurzer und dicker, also wenig dehnbarer Muskeln und möglichst trägheitsfreier Schreibeinrichtungen kann die Latenzzeit auf 0,004 Sek. und weniger herabgedrückt werden (Gad, A. f. P. 1879, 250; Tigerstedt, ebenda, 1885, Suppl. S. 249). Es läßt sich daher nicht sagen, ob zwischen dem Moment der Erregung und dem Beginn der Verkürzung wirklich eine merkliche Zeit verstreicht bzw. wie lang sie ist. Sicher ist sie kürzer, als jeder experimentell gefundene Wert.

Die Zuckungskurve zerfällt in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast, die im Gipfel der Kurve zusammenstoßen. Die Länge des Muskel ist demnach in beständiger Änderung begriffen und es kommt niemals zu einem dauernden Gleichgewicht zwischen Muskelkraft und Schwere. Der Abstand des Gipfels von der Ruhelänge heißt Hubhöhe. Durch Multiplikation derselben mit dem Gewicht erhält man die Arbeit, die von dem zuckenden Muskel gegen die Schwerkraft geleistet wird. Bei der gebräuchlichen Anordnung geht diese Arbeit sofort wieder verloren, da das Gewicht im absteigenden Kurvenast wieder fällt. Der von Fick konstruierte Arbeitssammler gestattet dagegen die Arbeit aufzuspeichern, indem der Muskel an einer Welle mit Sperreinrichtung angreift, so daß er bei seiner Verkürzung das Schwungrad mitnimmt,

dagegen bei seiner Erschlaffung leer zurückgeht. Vgl. Fig. 40. Der Apparat hat sich namentlich bei den Untersuchungen über die Abhängigkeit der Wärmebildung im Muskel von der Art der mechanischen Beanspruchung als ein wertvolles Hilfsmittel erwiesen.

Auf den Schreibhebel, der die Kurve Fig. 39 schrieb, wirkten außer der Muskelkraft und der Schwere auch noch Reibungskräfte (in der Achse, auf der Schreibfläche) und die Trägheitskraft der in

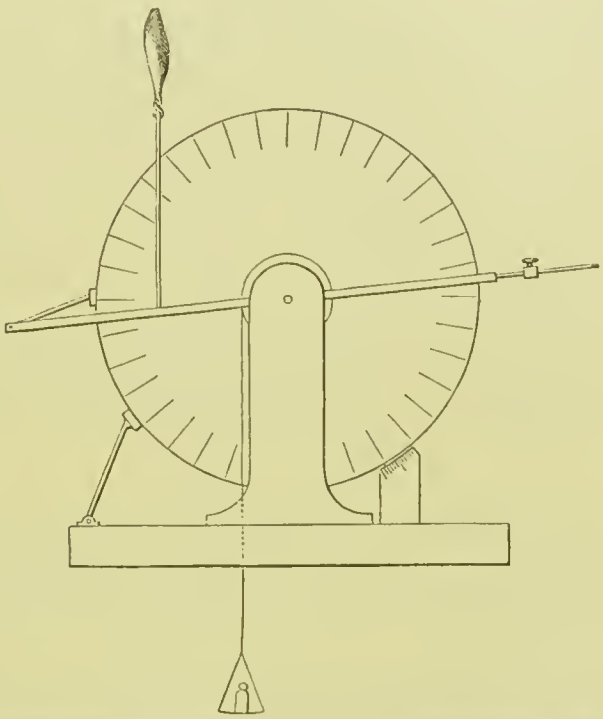


Fig. 40. Der Arbeitssammler von A. Fick, Untersuchungen aus dem Züricher Laboratorium, Wien 1869, S. 4.

Drehung versetzten Massen. Die Kurve ist das Ergebnis des Zusammenwirkens aller dieser Kräfte. Die Betrachtung der Kurve läßt erkennen, daß die Kräfte nur in wenigen Augenblicken (in den Wendepunkten) im Gleichgewicht sind und daß in den nach unten konkaven Stücken der Kurve die nach unten gerichteten Kräfte, in den entgegengesetzt gekrümmten die nach oben gerichteten überwiegen. Der Muskel wird also seine Zuckung nicht mit konstanter, sondern veränderlicher Spannung schreiben und demgemäß wechselnde Dehnungen erfahren. Damit ist gesagt, daß die Kurve kein unverfälschter Ausdruck des Verkürzungsvorganges sein kann. Die Forderung, die aus inneren Gründen ent-

stehenden Längenänderungen des zuckenden Muskels möglichst rein zur Darstellung zu bringen d. h. so, daß die Spannung des Muskels konstant und alle auf das System wirkenden Kräfte andauernd im Gleichgewicht sind, läßt sich strenggenommen nicht erfüllen. Ohne Kraft gibt es keine Beschleunigung also auch keine Zuckungskurve. Man kann sich aber diesem Grenzzustand nähern, indem man die neben der Muskelkraft wirkenden veränderlichen Kräfte (Reibung und Trägheit) möglichst klein macht, so daß der Muskel im wesentlichen nur den konstanten Zug der Schwere zu überwinden hat.

Diese Aufgabe läßt sich, wie A. Fick gezeigt hat (1871, A. g. P. 4, 301), technisch erfüllen. Die wichtigste Bedingung ist die möglichste Annäherung der erforderlichen Massen an die Hebelachse, weil dadurch Σmr^2, d. h. die Summe der Produkte aus den einzelnen Massenpunkten in das Quadrat ihres Abstandes von der Achse oder kurz das Trägheitsmoment des Hebels zu einem Minimum gemacht wird. Man wählt also die Bestandteile des Schreibhebels um so leichter, je weiter sie von der Achse entfernt sind und bringt namentlich das spannende Gewicht, als größte Masse, so nahe wie möglich an die Achse heran. Der Angriffspunkt des Muskels kann in größerem Abstande angebracht sein, ja es ist dies sogar vorteilhaft, weil dadurch die Winkelgeschwindigkeiten und Beschleunigungen, die er dem Hebel erteilt, gering werden. Die Größe der Muskelspannung berechnet sich dann aus der Gleichung

$$MR = Gr,$$

worin M die Muskelspannung, G die Schwere und R und r die zugehörigen Hebelarme sind. Die Gleichung besagt, daß im Falle des Gleichgewichts die Drehungsmomente der beiden entgegengerichteten Kräfte gleich sein müssen.

Die Massenverteilung, die für die Darstellung möglichst reiner Längenkurven gewählt werden muß, ist das Gegenteil derjenigen, die in dem Bau der Gliedmaßen verwirklicht ist. Indessen finden sich auch im Körper Einrichtungen, welche dem hier aufgestellten Schema entsprechen, indem die Muskeln sehr kleine Trägheitsmomente bzw. Massen zu beschleunigen haben. Hier ist vor allem das Auge zu erwähnen, dessen Trägheitsmoment in bezug auf irgend eine durch den Drehpunkt gelegte Achse sich zu etwa 4 g cm^2 berechnet, während das System Unterarm + Hand in bezug auf die Ellbogenachse ein Trägheitsmoment von ungefähr 120000 g cm^2 besitzt (Vgl. Braune und Fischer, 1892, Leipzig, Abh. 18, 409). Auf die Bedeutung dieser Verschiedenheiten wird unten noch einzugehen sein.

Eine andere ebenfalls von A. Fick zuerst gestellte und gelöste Aufgabe (a. a. O.) besteht darin die Spannungen zu ermitteln, die der erregte Muskel durchläuft, wenn er an der Verkürzung gehindert ist.

Fig. 41 stellt eine Einrichtung dar, welche gestattet, nach Belieben Längen- oder Spannungskurven zu schreiben. Der Muskel ist befestigt zwischen den Hebeln Sp und V. Der Hebel Schl der durch das Häckchen h an V gehängt werden kann, soll vorläufig außer Betracht bleiben. Der Hebel Sp besteht aus einem Strohhalm (mit papierener Schreibspitze), der auf den kurzen steifen Stahlstreifen f aufgesteckt ist. Ist der Verkürzungshebel V frei beweglich, so wird der erregte Muskel durch denselben seine Verkürzung aufzeichnen, während der Stahlstreifen f kaum merklich nach abwärts gebogen wird. Ist aber der Hebel V durch einen in der Figur nicht gezeichneten Stift festgestellt, so wird der Muskel den Stahlstreifen verbiegen, was durch den Hebel Sp

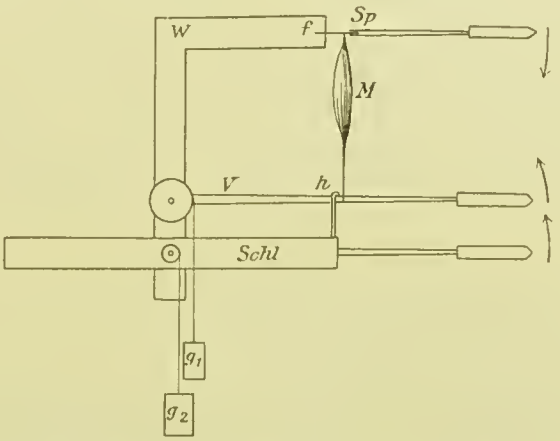


Fig. 41. Einrichtung zur Aufzeichnung von Spannungs-, Verkürzungs- und Schleuderzuckungen nach A. Fick. Sp ist der Spannungszeiger, f dessen federnder Stahlstreifen, V der Verkürzungs-, Schl der Schleuderhebel, M der Muskel.

stark vergrößert zur Aufzeichnung gelangt. In Fig. 42 oben (s. S. 216) ist eine solche bis zur Spannung von nahe 300 g absteigende Kurve wiedergegeben. Die Verkürzung des Muskels, die nur $^1/_{20}$ der Kurvenhöhe beträgt, kann vernachlässigt werden. Beispiele für derartigen Gebrauch der Muskeln sind die Kaubewegungen, insbesondere das Zerdrücken der Nahrung zwischen den Mahlzähnen, das feste Greifen und Drücken bei der Hantierung von Werkzeugen u. a. m.

In der Mitte zwischen den beiden Extremen liegen die Zuckungen, bei denen der Muskel sowohl Länge wie Spannung ändert. Die Spannungsänderungen erreichen namentlich dann erhebliche Werte, wenn das zu drehende System ein großes Trägheitsmoment besitzt, das der Drehung anfänglich einen bedeutenden Widerstand entgegensetzt. Dies ist der bei der Bewegung der Glieder am häufigsten gegebene Fall. An dem Beispiel des Unterarms plus Hand ist bereits gezeigt worden, um

welche Größen des Trägheitsmomentes es sich hier handelt. Dazu kommt, daß die Gliedermuskeln sehr nahe an den Drehungsachsen angreifen, einer gegebenen Verkürzung also ein erheblicher Drehungswinkel entspricht. Da nun die Beschleunigung infolge der großen Trägheitsmomente nur eine geringe sein kann, so stehen der Verkürzung des Muskels so lange ansehnliche Widerstände entgegen, bis das Glied eine genügende Winkelgeschwindigkeit erlangt hat, worauf es dann sozusagen leer weiter

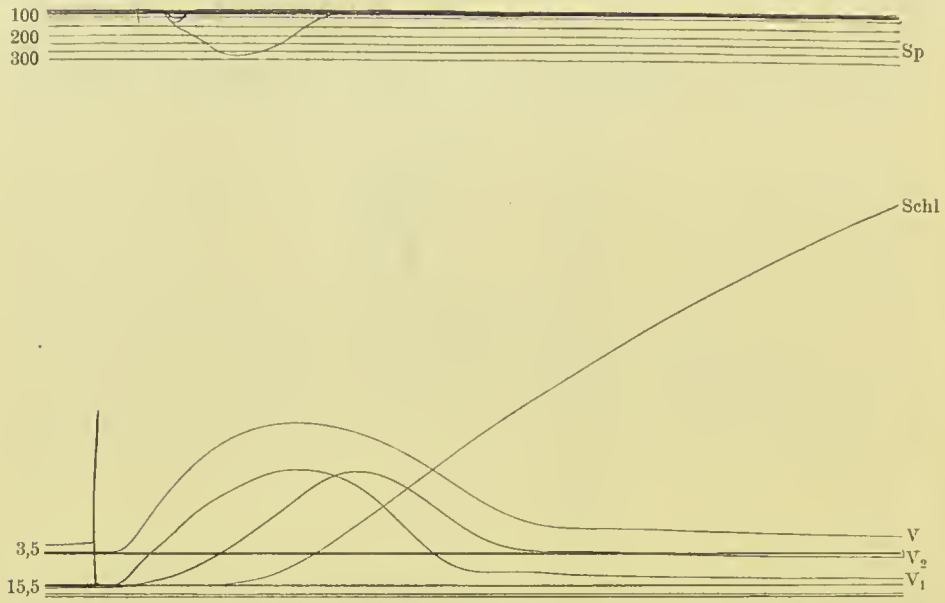


Fig. 42. Sp Spannungskurven (isometrische), Schl Schleuderkurve, V, V_1, V_2 Verkürzungskurven (isotonische) desselben Muskels, geschrieben mit der in Fig. 41 abgebildeten Einrichtung. Die Zahlen links von der Figur bedeuten Spannungen in gr.

läuft. Diese Art der Bewegung wird gewöhnlich als Schleuderung bezeichnet. Um sie am Modell zu verwirklichen hat A. Fick in der Einrichtung der Fig. 41 den dritten mit Schl bezeichneten Hebel angebracht. Er besteht aus einer eisernen Schiene, durch deren Mitte eine Achse gesteckt ist, während ein nach rechts vorragender Zeiger die Aufschreibung der Drehungen bewirkt. Wird der Hebel Schl durch das Häckchen h mit V verbunden, so muß der Muskel beide in Bewegung setzen, wobei das große Trägheitsmoment von Schl die Drehung sehr verzögert. Die Kurven V_2 und Schl der Fig. 42 stellen solche von beiden Hebeln gleichzeitig geschriebene Drehungen dar. Man sieht, daß der träge Hebel Schl den Aufstieg der Kurve sehr verzögert, daß er aber später hoch emporgeschleudert wird. Der Hebel V, welcher der Ver-

kürzung des Muskels folgt, macht die Schleuderung nicht mit, er löst sich von dem Häckchen h und kehrt in die Ruhelage zurück.

Größte Kraft des Muskels.

Das Verfahren zur Darstellung der Spannungskurven läßt sich benutzen, um die höchsten Spannungen zu bestimmen, die der zuckende Muskel erreichen kann. Der Federstreif des Spannungszeigers muß dazu sehr steif und der Muskel schon in der Ruhe stark gespannt sein. Dividiert man die maximale Spannung durch den Querschnitt des Muskels, so erhält man die größte oder absolute Kraft des Muskels. Als Querschnitt sollte womöglich nicht der anatomische, sondern der physiologische Querschnitt genommen werden, d. h. die Summe der Querschnitte der einzelnen Muskelfasern. Derselbe ist allerdings bei kompliziert gebauten Muskeln sehr schwer zu bestimmen. Unter Zugrundelegung des anatomischen Querschnittes erhält man für den Gastroknemius des Frosches Werte zwischen 2 und 3 kg/cm². Für den menschlichen Gastroknemius werden nach anderem Verfahren 6 kg/cm² angegeben. (Hermann, 1898, A. g. P., 73, 429.)

Aus der Darstellung der Längen- und Spannungskurven für einen Muskel eröffnet sich die Möglichkeit auf die oben aufgeworfene Frage nach der Dehnungskurve des tätigen Muskels zurückzukommen. Die Längenkurve gibt für jeden Augenblick der Zuckungszeit die zu der gewählten Spannung gehörige Länge. Läßt man einen Muskel für eine Reihe von Spannungen die zugehörigen Längenkurven übereinander schreiben, so erhält man eine Kurvenschar nach Art der Fig. 43 (s. S. 218). Jede auf der Abszisse errichtete Senkrechte schneidet die Schar in Punkten, welche der Dehnungskurve des betreffenden Zeitmomentes angehören. Jede Horizontale schneidet die Schar in Punkten, welche ablesen lassen, welche Spannungen der Muskel durchlaufen müßte, wenn sein unteres Ende in der betreffenden Lage festgehalten würde. Zieht man z. B. eine Horizontale durch den Fußpunkt der Kurve von 3,5 g Spannung, so schneidet sie jede Kurve der Schar zweimal, ausgenommen die unterste von 140 g Spannung, die sie im Gipfel berührt. Daraus folgt, daß unter den gedachten Bedingungen eine höchste Spannung von 140 g zu gewärtigen wäre. Zur Prüfung dieser Folgerung ist sodann der Muskel veranlaßt worden seine Spannungen mittelst des Spannungsanzeigers aufzuschreiben, während sein unteres Ende in der vorgeschriebenen Höhe festgehalten war. Das Ergebnis ist aus der Kurve in der oberen Hälfte der Fig. 43 zu ersehen, welche bis zu dem Spannungswerte von 570 g herabsteigt. Die wirklich erreichten Spannungen sind also um das Mehrfache größer als die aus den Längenkurven abgeleiteten.

Der Versuch lehrt, daß auch dieser Weg der Ermittlung der Dehnungskurve für den tätigen Muskel nicht gangbar ist, weil die Spannung des zuckenden Muskels nicht nur von dem gewählten Zeitmoment und der augenblicklichen Länge abhängt, sondern offenbar auch davon, auf welchem Wege er zu dieser Länge gekommen ist. Erreicht der Muskel im Zeitpunkte t die vorgegebene Länge unter Verkürzung und Hebung von Last, so bringt er eine Spannung von höchstens 140 g auf; erreicht er sie aber ohne Verkürzung d. h. war er von vornherein auf diese Länge

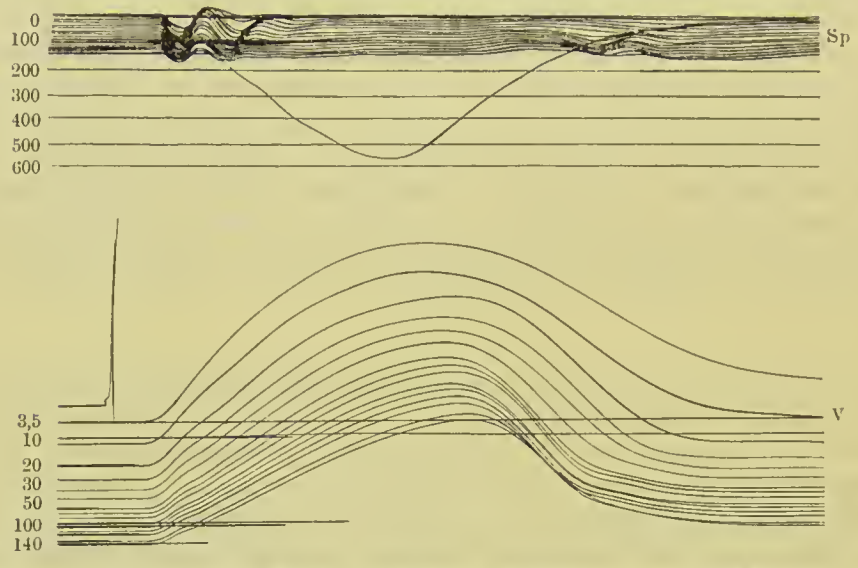


Fig. 43. Der Muskel schreibt zunächst gleichzeitig mit Verkürzungs- und Spannungshebel eine Schar von Zuckungen bei Spannungen, die von 3,5 bis 140 g wachsen. Die Spannung bleibt, wie die Schar der Sp-Kurven (oben) erkennen läßt, während einer Zuckung merklich konstant. Der Muskel wird dann in der Ruhelänge von 3,5 g festgehalten und schreibt die fast bis 600 g herabgehende Spannungskurve (oben). Die Zahlen auf der linken Seite bedeuten Spannungen in g.

eingestellt, so schnellt seine Spannung von einem ganz unbedeutenden Werte bis auf 570 g empor. Daß in dem letzteren Falle in dem Muskel etwas anderes vorgeht, ergibt sich auch daraus, daß der Gipfel der Spannungskurve früher erreicht wird, als der Gipfel der tiefsten Längenkurve (vgl. die Fig. 43).

Für die Spannungsentwicklung im Muskel ist es also vorteilhaft, wenn sich seiner Verkürzung anfänglich Widerstände entgegenstellen. Daraus erklärt sich die wesentlich größere Arbeitsleistung der Schleuderzuckung in Fig. 42 (60 g cm) gegenüber der Längenzuckung von gleicher Ausgangsspannung (15,5 g cm). Es ergibt sich ferner, daß der Muskel

innerhalb gewisser Grenzen seine Anstrengung den Widerständen anpassen kann, unabhängig davon wie groß die ihn treffende Erregung ist. Dieses Verhalten, das am Herzen in auffälliger Weise hervortritt, ist vielfach als Reservekraft beschrieben worden.

Unterstützung, Summation und Tetanus.

Die merkwürdige Fähigkeit des Muskels, seinen Spannungszustand in jedem Augenblicke den obwaltenden mechanischen Bedingungen anzupassen, äußert sich noch in einer anderen Erscheinung, die sich aus dem Vergleich der Schar der Längenkurven mit der Spannungskurve voraussagen läßt. In Fig. 43 erreicht der auf einer bestimmten Länge festgehaltene Muskel die Spannung 140 g schon bald nach dem Zuckungsbeginn, der sich verkürzende dieselbe Länge und Spannung erst auf dem Kurvengipfel. Hätte man den ruhenden Muskel mit 3,5 g gespannt, ihn dann in dieser Länge nicht festgehalten, wohl aber so unterstützt, daß ein Zusatzgewicht von 136,5 g ihn nicht weiter zu strecken vermochte, so würde der Muskel ebenso bald wie der festgehaltene die Spannung von 140 g erreicht und dann das Gewicht emporgehoben haben. Die Richtigkeit dieser Ableitung wird durch Fig. 44 bewiesen, in der eine Last von 12 g erst frei, dann von verschieden hohen Unterstützungen aus gehoben wird.

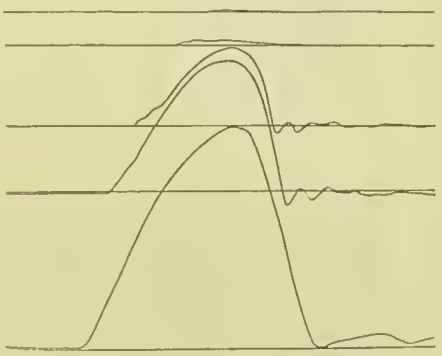


Fig. 44. Zuckungen eines Muskels mit Hebung eines Gewichtes von 12 g, das bei Aufzeichnung der untersten Kurve frei an ihm hängt, bei den folgenden Kurven immer höher unterstützt wird. Die horizontalen Linien geben die Höhe der Unterstützung an.

Man sieht, daß unter diesen Versuchsbedingungen der Muskel viel stärkere Verkürzungen erreicht als bei freier Belastung. v. Kries hat das von ihm entdeckte Verhalten ausgedrückt durch den Satz, daß der Muskel um so höhere Zuckungsgipfel erreicht, je weniger Arbeit er während der Zuckung leistet (A. f. P. 1880, 367). Die Bedeutung der Arbeit für das geleistete Ergebnis zeigt sich darin, daß die Unterstützung für die Verkürzungsgröße ohne merkliche Wirkung bleibt, wenn der Muskel mit minimaler Last arbeitet (v. Frey, 1887, A. f. P. 195).

Die hohen Verkürzungbeträge, die der Muskel bei unterstützter Last erreicht, treten auch dann in Erscheinung, wenn dem Muskel die Arbeit nicht durch fremde Leistung, sondern durch eigene vorgängige Tätigkeit abgenommen wird. Läßt man z. B. auf dem Gipfel einer

Zuekungskurve einen zweiten Reiz einfallen, so kommt der Rest der ersten Zuekung nieht zur Ausführung, er wird anseheinend unterdrüekt und an seine Stelle tritt die der zweiten Reizung entspreehende Zuekung, welehe ungefähr um soviel über das Niveau der ersten hinausgeht, als einer unterstützten Zuekung gleieher Ausgangslage entspreehen würde. Die Übereinstimmung ist eine ungefähre, weil, wie die genauere Untersuehung lehrt, der Rest der ersten Zuekung doeh nieht ganz spurlos versehwindet, sondern mit der nachfolgenden in eigentümlieher Weise interferiert (v. Frey, A. f. P. 1888, 213). Fig. 45 zeigt drei fast gleieh hohe, bei aufeinanderfolgenden Trommelumläufen gezeiehnete einfaehe Zuekungen, die gegeneinander um kleine Absehnitte des Trommelumfanges versehoben sind. Bei dem vierten Umlauf wurden zwei, bei dem fünften Umlauf alle drei Zuekungen unmittelbar hintereinander ausge-

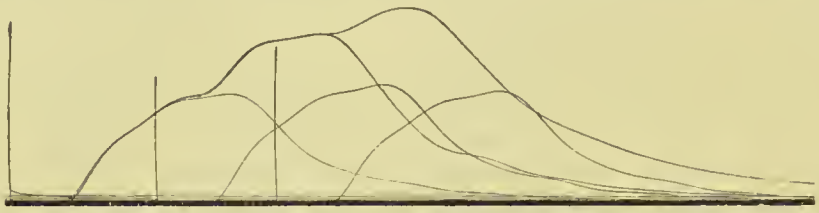


Fig. 45. Der Muskel schreibt bei drei aufeinanderfolgenden Umläufen der Schreibtrommel je eine einfache Zuckung. Die 3 fast gleich hohen Zuckungen fallen nicht übereinander, sondern sind hintereinander aufgereiht, weil der Reiz jedesmal an einem anderen Punkte des Trommelumfanges einfällt. Die 3 Reizmomente sind an den 3 aufrecht stehenden Bogenlinien kenntlich. Beim vierten Umlauf der Trommel folgen sich die Reize 1 und 2 in 0,03 sek Abstand, beim fünften Umlauf alle 3 Reize in den Abständen 0,03 sek und 0,024 sek.

löst, woraus zwei- und dreistufige Kurven resultieren mit wesentlieh höheren Zuekungsgipfeln. Der Vorgang ist als Summation der Zukkungen bekannt. Sie bildet den wesentliehen Grund der bekannten Erseheinung, daß sieh der Muskel im Tetanus im allgemeinen stärker verkürzt als bei der Einzelzuekung (Helmholtz, Monatsber. Berl. Akad. 15 VI. 1855).

Läßt man nieht zwei oder drei, sondern eine längere Reihe von Reizen in genügend kleinen Zeitabständen einander folgen, so sehreibt der Muskel eine über die Höhe der Einzelzuekung weit emporgehende, erst raseh dann langsamer aufsteigende Kurve, die je naeh der Zahl der Reize in der Zeiteinheit kleine Stufen und Sehwingungen aufweisen oder aueh ganz glatt sein kann. Sehließlieh wird, wie bei den Unterstützungszuekungen, ein nieht übersehreitbarer Grenzwert erreieht. Es ist daher ganz verständlieh, daß, wie Bohr gezeigt hat (A. f. P. 1882, 233), die Höhe, weleher die tetanisehe Kurve assymptotiseh zustrebt, zwar von der Reizstärke, nieht dagegen von der Reizfrequenz abhängt. Letztere

hat nur insofern Einfluß auf den Verlauf der Kurve, als bei großer Frequenz die Kurve sieh raseher dem Grenzwert nähert. Außer von Reizstärke und Reizfrequenz ist die tetanisehe Verkürzung noeh abhängig von gewissen Zuständen des Muskels, die ihrem Wesen naeh noeh wenig aufgeklärt sind. Als solehe sind bisher bekannt bzw. mit besonderen Namen bezeiehnet: die Kontraktur, die Treppe, die Ermüdung und ihr Gegenstüek die Erholung und endlieh eine Erseheinung, die als Einstellung auf die Reizfrequenz bezeiehnet werden kann. Da diese Modifikationen nieht nur bei tetaniseher Verkürzung, sondern aueh an Zuekungsreihen zu beobaehten sind, so können sie aufgefaßt werden als Veränderungen einer Zuekung dureh eine oder mehrere vorausgegangene.

1. Kontraktur. Der Muskel erselılafft am Ende der Zuekung nieht vollständig, sondern stellt sieh auf eine geringere Ruhelänge ein, die unter Umständen sehr lange festgehalten wird, man vgl. Fig. 39. Die Erseheinung ist namentlieh naeh tetanisehen Reizungen oft sehr auffällig.

2. Treppe. Fig. 46 zeigt eine Zuekungsreihe, die dureh maximale, in Pausen von einer Sekunde folgende Reize ausgelöst worden ist. Die Hubhöhe nimmt, trotz unveränderter Reizstärke, anfangs zu. Unterbrieht man die Reihe und beginnt naeh kurzer Pause eine neue, so ist die erste Zuekung der neuen Reihe niedriger als die letzte der ersten Reihe der vorausgegangenen. Man kann von einer Einübung des Muskels oder von der Wegräumung von Reibungshindernissen im Innern des Muskels spreehen, ohne damit mehr als Analogien aufgestellt zu haben.

3. Die Zuekungen der in Fig. 46 abgebildeten Reihe erreiehen naeh etwa 200 Reizen ihre größte Höhe, worauf sie sieh anfangs langsam, später raseher verkleinern: Der Muskel

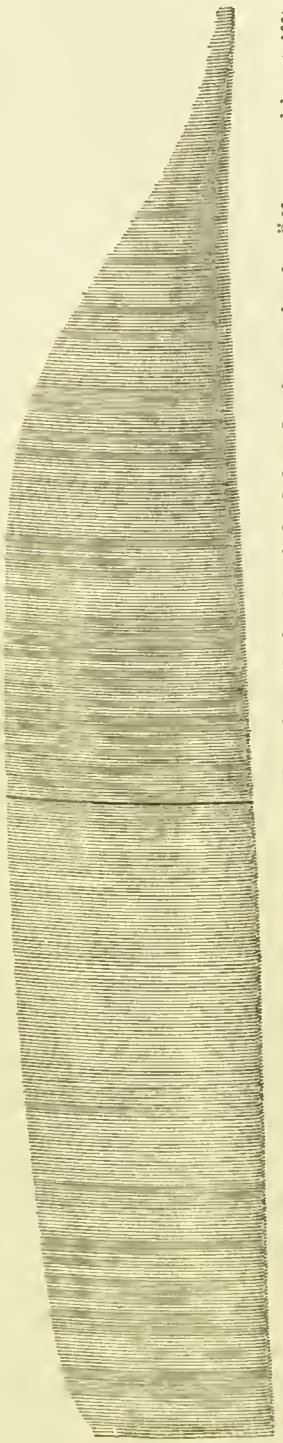


Fig. 46. Die ersten 440 Zuckungen eines ausgeschnittenen Froschmuskels, den jede Sekunde ein maximaler Öffnungsschlag trifft.

zeigt Ermüdung. Unterbricht man im Stadium der Ermüdung die Reizfolge, um sie nach einiger Zeit wieder aufzunehmen, so sind die ersten Zuckungen der neuen Reihe höher als die letzten der vorausgegangenen: Erholung des Muskels.

4. In jenem mittleren Abschnitt der Zuckungsreihe, in welchem weder die Treppe noch die Ermüdung deutlich ausgesprochen sind, der Muskel also annähernd gleichbleibende Hebungen vollzieht, führt jede Änderung der Reizfrequenz bei gleichbleibender Reizstärke zu einer Änderung der Zuckungshöhe derart, daß Verkleinerung der Frequenz im allgemeinen zu einer Vergrößerung des Hubes führt und umgekehrt. Man kann von einer Einstellung der Hubhöhe auf die Reizfrequenz sprechen. Die Erscheinung ist zuerst von Gaskell (1883, J. of P. 4, 89) am Froschherzen beobachtet worden (vgl. v. Frey, A. f. P. 1887, 199; F. B. Hofmann, 1898, A. g. P. 72, 420).

Man wird die beschriebenen Erscheinungen auffassen müssen als Ausdruck chemischer Änderungen, die von den vorausgegangenen Zuckungen im Muskel zurückbleiben und die nachfolgenden modifizieren. Am naheliegendsten ist diese Deutung bei den als Ermüdung und Erholung bezeichneten Vorgängen, deren Beziehung zum Stoffwechsel des Muskels aus täglicher Erfahrung geläufig ist. Leicht verständlich ist namentlich das Auftreten der Ermüdung an einem ausgeschnittenen Froschmuskel, der nicht mehr in der Lage ist, die Stoffverluste auszugleichen. Um so erstaunlicher ist es, daß selbst ein solcher Muskel noch hunderte und tausende von Zuckungen vor völliger Erschöpfung schreiben kann. Wird der Muskel ernährt, so ist eine periodische Beanspruchung ohne Ermüdung möglich, wie das Beispiel des Herzmuskels sowie der Atemmuskeln zeigt.

Die Zuckungsreihe am ausgeschnittenen Muskel lehrt ferner, daß der Vorrat von zersetzbarer Substanz, den der Muskel besitzt, nicht auf einmal ausgegeben wird, sondern in vielen kleinen Beträgen. Man kann sich vorstellen, daß nur ein sehr kleiner Teil der Vorratsstoffe in einer durch den Reiz angreifbaren Form vorliegt; nur dieser Teil wird bei der Erregung verbraucht. Sofort beginnt aber die Umwandlung eines weiteren Bruchteils des Vorratsmaterials u. s. f. Nach dieser Auffassung wäre es begreiflich, daß der nachfolgende Reiz um so mehr zerlegbares Material vorfindet und einen um so größeren Erfolg bewirkt, je später er kommt (s. o. die sog. Einstellung auf die Reizfrequenz).

Die chemische Zusammensetzung des Muskels.

Ermüdung und Erholung sind Modifikationen, die nicht nur am ausgeschnittenen Präparat, sondern auch am Muskel in situ beobachtet werden können. Sie deuten auf Änderungen in der Zusammensetzung

und im Stoffwechsel des Muskels. Daß auch der ruhende Muskel einen Stoffwechsel besitzt, folgt aus der dunklen Farbe des aus ihm kommenden Blutes.

Die Erforschung dieser chemischen Änderungen ist noch in den Anfängen. Die Veränderlichkeit des Muskels und die nur teilweise Löslichkeit seiner Bestandteile in indifferenten Lösungsmitteln haben bisher eine Trennung seiner Substanzen aufs äußerste erschwert. Man kann freilich in starken Säuren oder auch in Alkalien den Muskel in Lösung bringen, aber, wie die dabei auftretende Gasentwicklung zeigt, nur unter tiefgreifender Spaltung seiner Bestandteile. Man begnügt sich daher mit der Extraktion der leicht löslichen oder bereits innerhalb des Muskels in Lösung befindlichen Stoffe, nachdem man eine möglichst weitgehende mechanische Zerkleinerung des Muskels vorausgeschickt hat.

Der frische Muskel ist ein sehr wasserreiches Gewebe. In trockener Luft aufgehängt, verliert er rasch an Gewicht und Volum und verwandelt sich schließlich in einen derben, hornartig durchscheinenden Strang. In dieser Form oder als Pulver ist lufttrockenes Fleisch unbegrenzt haltbar und bildet in Südamerika ein wichtiges Nahrungsmittel. Völlig wasserfrei kann der Muskel nur durch längeres Erhitzen auf 100° gewonnen werden. Der gesamte Gewichtsverlust beträgt hierbei für das Fleisch erwachsener Säugetiere 74—78%, der Trockenrückstand mithin 22—26 %. Ein Teil dieser Trockensubstanz besteht stets aus Fett, das bei ganz magerem Fleisch immer noch zwischen 0,5 und 1 %, bei fettem aber 10 % und mehr vom Gewicht des frischen Muskels betragen kann. Wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, findet sich ein Teil des Fettes zwischen den Muskelfasern, ein anderer in feinster Verteilung im Sarkoplasma.

Nach Extraktion des Fettes gibt die Elementaranalyse für die Zusammensetzung des Muskels aus C, H, N, S, und O Werte, welche fast genau den Mengenverhältnissen entsprechen, in denen sich diese Stoffe im Eiweiß finden; nur die Werte für H und O sind verhältnismäßig hoch (Köhler, 1901, Z. phl. C. **31**, 479). Der Muskel besteht demnach zum allergrößten Teil aus Eiweiß. Frisches, möglichst fettfreies Fleisch enthält 3,4 % Stickstoff (C. Voit, 1865, Z. f. B. **1**, 98). Die Menge der nicht eiweißartigen stickstoffhaltigen Bestandteile des Muskels ist gering; sie beträgt weniger als 1 % des frischen Muskels. Da sie durch Wasser extrahiert werden können, werden sie unter dem Namen der stickstoffhaltigen Extraktivstoffe zusammengefaßt. Aus ihnen seien erwähnt das dem Harnstoff nahestehende Kreatin (Methylguanidinessigsäure), Nukleïnbasen wie Xanthin, Hypoxanthin u. a., ferner die Phosphorfleischsäure (Siegfried, A. f. P. 1894, 401; B. D. C. G. 27, 2762; 1895, 28, 515; 1896, Z. phl. C. 21, 360).

Die Eiweißkörper des Muskels sind nur zum geringsten Teile in reinem Wasser löslich. Setzt man Fleisch mit kaltem Wasser zu und erwärmt allmählich, so bildet sich eine schwache Eiweißlösung, die in der Hitze abschäumt (Suppe). Eiweißreichere Extrakte lassen sich gewinnen, wenn man den Muskel möglichst zerkleinert und statt Wasser Salzlösungen verwendet, namentlich 10 % ige Lösungen von Chlorammonium. Man erhält auf diese Weise aus dem zerkleinerten Muskel rötlich gefärbte, trübe Lösungen, aus denen durch Verdünnen mit Wasser, besser durch Aussalzen reichliche Eiweißmengen ausgefällt werden können. Durch möglichste Erschöpfung kann man bis zu 90 % der Eiweißkörper des Muskels in Lösung erhalten (Saxl, 1907, B. z. chem. P. u. P. 9, 1). Der unlösliche Rest wird als Stroma bezeichnet. Übrigens bietet kein Extraktionsverfahren die Gewähr, daß die gewonnenen Eiweißkörper identisch sind mit den im lebenden Muskel vorhandenen, weil durch die notwendige Zerkleinerung die Reaktion und der osmotische Druck des Muskelsaftes wesentlich verändert wird (Inagaki, 1906, Z. f. B. 48, 328; Urano, 1907, ebenda 50, 13).

Will man die gelösten Eiweißkörper des frischen Muskels ohne Zusatz erhalten, so kann man sich des Verfahrens bedienen, das seinerzeit Kühne angegeben hat und darin besteht, daß man frische Muskeln gefrieren läßt und zu einer schneeigen Masse zerkleinert (A. f. A. u. P. 1859, 748). Beim Auftauen erhält man neben der ungelösten Masse des Muskels (dem Muskelstroma) eine Flüssigkeit, das Muskelplasma, welches spontan gerinnt, in der Kälte nach Stunden, bei Zimmertemperatur in kurzer Zeit. Das geronnene Plasma scheidet sich später in einen flüssigen Teil, das Muskelserum, und einen festen, das Muskelfibrin. v. Fürth hat nachgewiesen, daß es im Muskelplasma zwei spontan gerinnende Eiweißkörper gibt, für die er die Namen Myosin und Myogen vorschlägt (1902, E. d. P. 1, I, 110). Das Myosin ist ein globulinartiger Eiweißkörper, dessen Lösungen zwischen 46 und 51 ° gerinnen. Das Myogen ist dagegen in reinem Wasser löslich und hat eine Gerinnungstemperatur von 55—65 °. Seine Menge beträgt das 3—6 fache der Myosinmenge. Die spontane Gerinnung des Myogens, d. h. seine Umwandlung in das Myogenfibrin erfolgt über ein Zwischenprodukt in Gestalt eines globulinartigen Eiweißkörpers mit einer zwischen 30 und 40 ° liegenden Gerinnungstemperatur.

Nach Unterbrechung des Blutlaufs geraten die Muskeln in den als Totenstarre bekannten Zustand. Selbst im lebenden Tier können durch Absperrung des Blutes einzelne Muskeln oder Muskelgruppen in Starre versetzt werden (Stensons Versuch, vgl. Hermann, 1879, Handb. d. P. I, 128). Werden ausgeschnittene Muskeln in eine Atmosphäre von Sauerstoff gebracht, so verlieren sie allmählich ihre Erreg-

barkeit ohne zu erstarren (Fletscher, 1902, J. of P. 28, 354). Durch die Totenstarre verlieren die Muskeln ihre Durchsichtigkeit und Weichheit, sie werden hart, dabei kürzer und dicker. Die Veränderungen setzen nicht plötzlich ein wie der Erregungszustand, sondern sie entwickeln sich allmählich, wobei hauptsächlich die Tierart und die Temperatur, der Ernährungszustand sowie der Grad der Beanspruchung vor dem Tode von Bedeutung sind. Warmblütermuskeln werden früher starr als die von Kaltblütern, kühle Temperatur wirkt verzögernd, warme beschleunigend. Schlecht ernährte Muskeln erstarren früher als gut genährte, vor dem Tode stark beanspruchte früher als ausgeruhte. Tritt der Tod plötzlich ein, so scheinen, namentlich bei ausgedehnten Verletzungen und Zerstörungen des Nervensystems, stark kontrahierte Muskeln sofort in die Starre übergehen zu können (Roßbach, 1870, A. f. p. A. 51, 558).

Die Muskeln erstarren nach Aufhören des Kreislaufs nicht gleichzeitig, sondern die Starre beginnt in der Regel an den Muskeln des Kopfes und breitet sich von da über den Rumpf auf die Extremitäten aus. Muskeln, deren Nerven durchschnitten sind, erstarren später. Das Nervensystem hat demnach einen fördernden Einfluß auf die Entwicklung der Starre (v. Eiselsberg, 1880, A. g. P. 24, 229). Nachdem sie einige Stunden bestanden, löst sich die Starre wieder und zwar unabhängig von der Fäulnis, wie Bierfreund (1888, A. g. P. 43, 195) durch Versuche an sterilen Muskeln gezeigt hat. Man vgl. auch Karpa, 1906, ebenda 112, 199. Die Starre tritt in den einzelnen Fasern eines Muskels nicht gleichzeitig ein und ist selten eine vollständige. Es können daher neben erstarrten Fasern noch erregbare angetroffen werden.

Die Beziehung der Totenstarre zur Gerinnung der im Muskel vorhandenen Eiweißkörper ist sichergestellt durch das übereinstimmende Verhalten der Muskelextrakte und durch den Nachweis, daß mit der fortschreitenden Starre sich immer weniger lösliches Eiweiß aus dem Muskel gewinnen läßt (Saxl a. a. O.). Ein Unterschied besteht jedoch insofern, daß die den Muskeln eigentümliche Lösung der Totenstarre an den spontan geronnenen Muskelextrakten nicht zu beobachten ist. Der Gedanke einer Lösung durch autolytische Fermente liegt nahe, hat sich aber bisher nicht mit Sicherheit beweisen lassen.

Die Eiweißkörper des Muskels lassen sich nicht nur in den Extrakten sondern auch innerhalb des unzerkleinerten Muskels zur Gerinnung bringen, indem man den Muskel in eine indifferente Lösung versenkt und diese erwärmt. Hierbei bemerkt man, daß bei gewissen Temperaturen, oder richtiger innerhalb gewisser Temperaturbereiche, der Muskel sich verkürzt; er wird wärmestarr. Läßt man die Verkürzungen aufschreiben, so entsteht eine treppenartig ansteigende Kurve aus 4—5 ungleich

hohen Stufen, welch letztere auf die Gerinnung der verschiedenen Eiweißfraktionen bzw. der festen Eiweißkörper des Stromas bezogen werden. Vgl. Fig. 47. Die Übereinstimmung der Verkürzungsstufen mit den Gerinnungstemperaturen in den Extrakten ist indessen nur eine beschränkte (Inagaki a. a. O.). Eine Lösung der Wärmestarre findet im Gegensatz zur Totenstarre nicht statt.

Außer den Eiweißkörpern und den geringen Mengen stickstoffhaltiger Extraktivstoffe enthält der Muskel einige stickstofffreie organische Verbindungen, die in Wasser löslich sind, und daher ebenfalls zu den Extraktivstoffen des Muskels gerechnet werden. Diese Stoffe sind: Glykogen, Traubenzucker, Inosit und Milchsäure.

Das Glykogen des Muskels zeigt dieselben Eigenschaften wie das Leberglykogen (s. o. S. 161). Seine Menge ist wie dort in hohem Grade

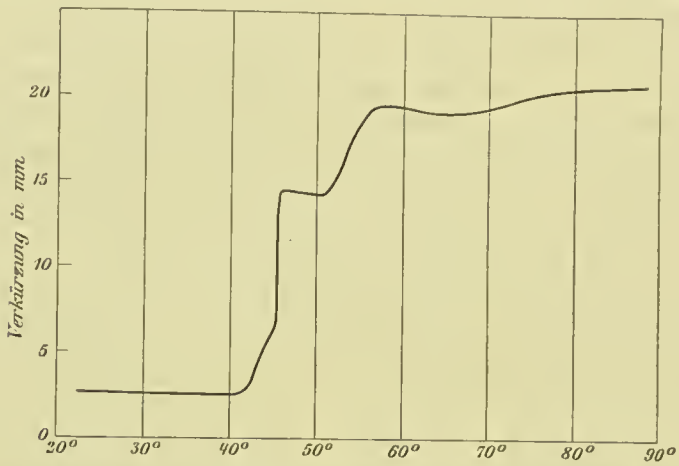


Fig. 47. Verkürzungsstufen eines Froschmuskels (Gastrocnemius) bei allmählich steigender Temperatur.

von dem Ernährungszustande abhängig. In menschlichen Muskeln sind im Mittel 0,4 % gefunden worden (Moseati, 1907, B. z. ch. P. u. P. **10**, 337). Beim Hunde konnte Schöndorff den Gehalt durch Mästung auf 3,7 % emportreiben (1903, A. g. P. **99**, 191). Im Hunger ist der Schwund des Glykogens nicht so rasch wie in der Leber. Bei der Tätigkeit des Muskels nimmt das Glykogen im allgemeinen ab. Nach Camis (1908, Z. f. allg. P. **8**, 371) soll indessen in dieser Beziehung ein Unterschied bestehen zwischen Fleischfressern und Pflanzenfressern, indem bei letzteren der Glykogengehalt merkwürdig konstant bleibt. Die Quelle der Energie bildet in diesem Falle der Blutzucker (J. Müller, 1904, Z. f. allg. P. 3, 282; Loeke und Rosenheim, 1908, J. of P. **36**, 205). Abnahme des Glykogens findet ferner statt nach Unterbrechung des

Kreislaufs, wobei das Glykogen in Zucker übergeführt wird. Der Vorgang verläuft nach Art eines fermentativen (autolytischen) Prozesses. Ohne Zweifel findet der gleiche Vorgang auch im Leben statt, doch wird er hier mehr oder weniger verdeckt durch die nebenher laufende Glykogenbildung und durch sofortigen Verbrauch des gebildeten Zuckers. Der Zuckergehalt des frischen Muskels (hauptsächlich Dextrose) ist gering.

Der Inosit, ein sechsatomiger Alkohol mit ringförmig geschlossener Kohlenstoffkette findet sich im Muskel, wie auch in anderen Organen nur in sehr kleinen Mengen. Seine Bedeutung ist unbekannt.

Die sehr umstrittene Frage nach der Bedeutung der im Muskel stets aber in sehr wechselnden Mengen vorhandenen rechtsdrehenden α-Oxypropionsäure oder Fleischmilchsäure ist durch die Untersuchungen von Fletcher und Hopkins wesentlich geklärt worden (1907, J. of P. 35, 247). In Muskeln, die ohne vorherige Beanspruchung (ruhende Muskeln) ganz frisch dem Körper entnommen und in geeigneter Weise extrahiert werden, finden sich nur äußerst geringe Mengen von Milchsäure (0,015—0,02 %). In „überlebenden" Muskeln, d. h. solchen, die nach der Präparation erregungsfrei aufbewahrt werden, findet eine Bildung von Milchsäure statt, die bis zum Erlöschen der Erregbarkeit stetig fortdauert. Die Bildung ist am reichlichsten bei Ausschluß von Sauerstoff, spärlicher in Luft und unbedeutend oder fehlend in einer Sauerstoffatmosphäre. Tätigkeit des Muskels vermehrt die Milchsäure, doch kann ein großer Teil derselben bei genügender Sauerstoffzufuhr wieder zum Verschwinden gebracht werden, solange der Muskel erregbar bleibt. Über die Bedeutung dieser Befunde für den Stoffwechsel des Muskels s. u.

Über die anorganischen Bestandteile des Muskels liegen ausführliche Analysen von Katz vor (1896, A. g. P. 63, 1). Unter den elektropositiven Bestandteilen überwiegt das Kalium, unter den elektronegativen die Phosphorsäure. An das Kalium reihen sich Natrium, Kalzium und Magnesium, an die Phosphorsäure die Schwefelsäure und das Chlor. Der größte Teil der Schwefelsäure entsteht bei der Veraschung aus dem Schwefel des Eiweiß. Preßt man zerkleinerte Muskeln aus und dialysiert den Preßsaft, so ist die Menge der vorgebildeten Schwefelsäure gering. (Urano, 1907, Z. f. B. 50, 3). Befreit man Froschmuskeln durch Einhängen in isotonische Rohrzuckerlösung von Blut und Lymphe, so findet man in ihnen Natrium und Chlor nur noch in Spuren. Infolgedessen läßt sich aus dem Gehalt des frischen Muskels an Natrium und der bekannten Konzentration desselben in den Gewebssäften die Menge Flüssigkeit zwischen den Muskelfasern berechnen. Man findet sie zu $^1/_4$—$^1/_7$ des Muskelvolums (Urano, 1907, Z. f. B. 50, 3; Fahr, 1908, ebenda 52, 72).

Aus der Verschiedenheit zwischen Blut und Muskel in bezug auf die Salze muß gefolgert werden, daß ein Austausch von Salzen nicht möglich ist, oder daß, wenn er stattfindet, durch Einrichtungen unbekannter Art die ursprünglichen Konzentrationsverschiedenheiten stets wieder hergestellt werden. Für Wasser ist die Substanz der Muskelzelle leicht durchgängig. Dies zeigt sich darin, daß der Muskel in Salzlösungen, deren molekulare Konzentration größer oder kleiner ist als die des Blutes, schrumpft bzw. aufquillt. Verfolgt man diese Wasserbewegung mit der Wage, so ergibt sich folgendes: Ein Froschmuskel, der sich mit einer Chlornatriumlösung von 0,7 % ins Gleichgewicht gesetzt hat, enthält etwa 80 % Wasser, ein Sartorius von 0,25 g Gewicht, also 0,2 g Wasser. Wird er nun in eine Chlornatriumlösung von 0,35 % eingebracht, so setzt er sich mit derselben in 3—4 Stunden ins Gleichgewicht, wobei seine Erregbarkeit nicht abnimmt. Sein Gewicht nimmt zu, aber nicht um einen dem ursprünglichen Wassergehalt gleichen Wert, d. h. um 0,2 g, wie man erwarten müßte, wenn alles Wasser im Muskel als Lösungswasser vorhanden wäre. Der Muskel nimmt vielmehr nur 0,08 g auf, so daß das Gewicht des gequollenen Muskels auf ungefähr 0,33 g stehen bleibt. Es folgt daraus mit Sicherheit, daß das im Muskel vorhandene Wasser nur zum Teil in Form einer wässerigen Lösung, zu einem anderen Teile aber in gebundener Form wahrscheinlich als Quellungswasser vorhanden ist. Die Differenz zwischen erwarteter und gefundener Gewichtszunahme bleibt auch bestehen, wenn man die zwischen den Muskelfasern vorhandene Gewebsflüssigkeit in Abzug bringt. Es ist diese Erfahrung ein sicherer Beweis, daß entgegen wiederholt geäußerten Meinungen, ein Teil des Muskels aus festen, wenn auch gequollenen Substanzen bestehen muß (vgl. Overton, 1902, A. g. P. 92, 136 ff.).

Der Stoffwechsel des Muskels.

Da eine Analyse des Muskels ohne Zerstückelung nicht ausführbar ist, so ist eine fortlaufend messende Untersuchung seines Stoffwechsels, sei es in der Ruhe oder in Tätigkeit, nur für diejenigen Stoffe möglich, die aus dem unversehrten Muskel herausdiffundieren bzw. in ihn eindringen. Als solche Stoffe sind bisher nur bekannt die Kohlensäure, die Milchsäure und der Sauerstoff.

Das Entstehen bzw. Verschwinden dieser Stoffe ist teils an ausgeschnittenen, nicht durchbluteten Muskeln von Kaltblütern, teils an künstlich durchbluteten Muskeln von Warmblütern beobachtet worden. Für die Muskeln des Frosches liegen sehr sorgfältige Untersuchungen von Fletcher vor (1898—1902, J. of P. 23, 10; 28, 354 und 474), in welchen die ausgeschiedene Kohlensäure in Perioden von 20 Minuten gemessen wurde. Es zeigte sich, daß die Produktion der Kohlensäure nach dem Aus-

schneiden des Muskels bald auf einen niederen Wert absank und, solange nicht Starre oder Fäulnis eintrat, auf demselben verharrte. In einer Sauerstoffatmosphäre war die Produktion stärker als in Luft. Wurde der Muskel gereizt, so trat in Sauerstoff eine deutliche Steigerung der Kohlensäureproduktion ein, die um so stärker war, je länger und intensiver der Muskel arbeitete. In Luft oder in Stickstoff war eine vermehrte Ausscheidung von Kohlensäure entweder gar nicht oder nur in unbedeutendem Maße nachzuweisen. Die in den Versuchen mit Sauerstoff ausgegebene Kohlensäure war somit neu gebildet, nicht durch Diffusion aus dem Muskel entwichen. Eine direkte Messung der gesteigerten Sauerstoffzehrung des arbeitenden Froschmuskels ist von Thunberg ausgeführt worden (Festschr. f. Hammarsten, Upsala 1906). Da der ausgeschnittene, in Luft oder Stickstoff arbeitende Muskel Milchsäure anhäuft (s. o. Fleteher und Hopkins), so ist damit bewiesen, daß diese ein Zwischenprodukt darstellt, das bei genügendem Sauerstoffdruck in Kohlensäure übergeführt wird.

Diese Ergebnisse stimmen gut mit den Erfahrungen, die bei künstlicher Durchblutung von Warmblütermuskeln gewonnen worden sind (v. Frey, A. f. P. 1885, 533). Auch hier zeigten sich Sauerstoffzehrung und Kohlensäureausscheidung des arbeitenden Muskels um so deutlicher gesteigert, je vollkommener die Durchblutung war, d. h. je besser die ausgeschnittenen Muskelmassen mit Sauerstoff versorgt wurden.

Ein weiterer Weg über den Stoffwechsel des arbeitenden Muskels Aufschluß zu erhalten, ist dadurch gegeben, daß man den Stoffwechsel des ganzen Individuums untersucht, einmal bei möglichster Ruhe und dann bei verschiedenen Arbeitsleistungen. Das Problem ist am eingehendsten in dem Laboratorium von N. Zuntz (1901, A. g. P. 83, 557) studiert worden; in neuerer Zeit sind von Atwater und Benedict (1904, E. d. P. 3, I, 497) sehr wertvolle Beiträge geliefert worden. Alle Versuche haben ergeben, daß Muskeltätigkeit eine mit der Arbeitsleistung steigende Vermehrung des Gaswechsels hervorruft und daß die Kohlensäure hauptsächlich auf Kosten von stickstoffreien Nahrungs- oder Körperbestandteilen gebildet wird, vorausgesetzt, daß solche in genügender Menge zur Verfügung stehen. In diesem Falle ist sogar die Neigung zum Ansatz von Stickstoff, also zum Muskelwachstum, unverkennbar. Ist dagegen das Versuchsindividuum fettarm und die Nahrung vorwiegend aus Eiweiß bestehend, so arbeitet der Muskel auf Kosten dieses Stoffes. Die an einem Arbeitstage ausgegebene Energiemenge, d. h. die Summe von mechanischer Arbeit und Wärmelieferung kann die Energieausgabe eines Ruhetages um das Mehrfache übertreffen. Die Bilanz zwischen der verlorenen Energie und der aus der Stoffzersetzung gewonnenen hat sich auch in diesem Falle mit großer Schärfe feststellen lassen.

Drückt man die geleistete Arbeit in Wärmeeinheiten aus und dividiert sie durch die Wärmemenge, welche von dem Versuchsindividuum am Arbeitstage mehr geliefert ist als am Ruhetage, so erhält man einen Wert der als Wirkungsgrad des Muskels bezeichnet wird. Er ist von Atwater und Benedict im günstigsten Falle zu 0,2 bestimmt worden. Zuntz (1897, A. g. P. 68, 191), der die Arbeit meist in Form der, direkt nicht meßbaren, Steigarbeit hat ausführen lassen, hat zur Ermittlung des Wirkungsgrades eine etwas verwickeltere Berechnungsweise durchgeführt und Werte bis zu 0,35 erhalten. Der Unterschied dürfte weniger durch die Berechnungsweise als vielmehr dadurch bedingt sein, daß die Steigarbeit eine bessere Ausnutzung der Muskeltätigkeit gestattet als die Arbeit am Ergometer.

Größe des Energieumsatzes.

Der Versuch, die Größe und Art der im arbeitenden Muskel stattfindenden Zersetzung aus dem gesamten Stoffwechsel des Individuums zu erschließen, kann sich entsprechend der umständlichen Methodik aller Stoffwechselversuche nur über längere Zeiträume erstrecken und daher nichts aussagen über die Zersetzungsgröße, die einer einzelnen Zuckung entspricht. Hier tritt ergänzend ein anderes Verfahren ein, das von Helmholtz ersonnen, von Heidenhain und Fick weiter ausgebildet worden ist (man vgl. hierüber Hermann, 1879, Handb. d. Physiol. 1, I, 153).

Da die chemischen Umsetzungen im Muskel sich als Oxydationen erwiesen haben, also mit positiven Wärmetönungen verknüpft sind, so muß durch die Tätigkeit eine Temperatursteigerung eintreten, die, wenn meßbar, zu einer Bestimmung der freigewordenen Wärmemenge benutzt werden kann. Die beiden zu erfüllenden Bedingungen, große Empfindlichkeit und rasche Einstellung schließen den Gebrauch von Thermometern zur Temperaturmessung aus und lassen nur die thermoelektrische Methode aussichtsvoll erscheinen.

Wie bekannt, beruht dieselbe auf der Erfahrung, daß in einem aus zwei Metallen zusammengesetzten Leiterkreise elektrische Spannungsunterschiede nur solange fehlen, als überall gleiche Temperatur herrscht. Haben dagegen die Lötstellen der beiden Metalle verschiedene Temperatur so zeigt sich ein Strom, dessen Intensität mit dem Temperaturunterschied zunimmt. Die auftretenden Potentialdifferenzen sind klein, für Neusilber-Eisen bei 1^0 Temperaturunterschied ungefähr 25.10^{-6} Volt (Kohlrausch, Lehrbuch, 1901, 155), die Stromstärke bei 1 Ohm Widerstand im Kreise somit 25.10^{-6} Amp. Da die Temperaturerhöhung im Muskel infolge einer Zuckung nur einige Tausendstel eines Grades beträgt und die Widerstände im Kreise unter den Wert von 1 Ohm

kaum herabgedrückt werden können, so handelt es sich, wie man sieht, um minimale Stromstärken, deren Messung indessen bei der Empfindlichkeit der modernen Galvanometer keine Schwierigkeiten bietet.

Zur Vergrößerung der Ausschläge vermehrt man zweckmäßig die Zahl der Lötstellen und ordnet sie zu sog. Thermosäulen an. Hierdurch wird wie bei der entsprechenden Schaltung galvanischer Elemente die Potentialdifferenz vervielfältigt. Es ist Aufgabe der Technik die Vermehrung der Lötstellen zu vereinigen mit möglichst geringem Widerstand und geringster Masse. Von der letzteren Bedingung hängt nämlich die Schnelligkeit der Einstellung ab, deren Wichtigkeit oben betont wurde.

Hat der Ausschlag des Galvanometers eine bestimmte durch Eichung zu ermittelnde Temperaturerhöhung angezeigt, so erhält man die entsprechende Wärmebildung, indem man die auf der Wage bestimmte Masse des Muskels multipliziert mit der Temperaturerhöhung und mit einer Zahl, die angibt, eine wie große Wärmemenge nötig ist, um die Masseneinheit des Muskels um einen Grad zu erwärmen. Diese, als spezifische Wärme oder Wärmekapazität bekannte Konstante hat für Wasser den Wert 1, für den Muskel den Wert 0,8 (Rosenthal, 1878, Monatsber. Berl. Akad., 306).

Sei die Masse des Muskels 5 g, so erhält man für eine Erwärmung von 0,001 ° C die produzierte Wärmemenge Q zu

$$Q = 5\ g \times 0{,}001^{0} \times \frac{0{,}8\ kal.}{g \times 1^{0}} = 0{,}004\ kal. = 4\ Mikrokalorien.$$

Nunmehr läßt sich auch ermitteln, welche Stoffmenge zersetzt werden muß, um die fragliche Wärmemenge frei zu machen. Nach S. 190 liefern

1 g	Eiweiß oder Kohlehydrat	rund 4	große oder kg-Kalorien,
1 mg	„ „	„ „ 4	kleine oder g-kalorien,
0,001 mg	Eiweiß od.	„ „ 4	Mikrokalorien,
0,001 mg	Fett	„ 9	Mikrokalorien.

Erwärmt sich ein Muskel von 5 g bei einer Zuckung um 0,001 °, so entspricht demnach die produzierte Wärme der Oxydation von 0,001 mg Eiweiß oder Kohlehydrat bzw. 0,0004 mg Fett. Die Geringfügigkeit dieser Zersetzung läßt verstehen, daß der Stoffvorrat eines ausgeschnittenen Muskels für hunderte und selbst tausende von Zuckungen ausreicht.

Bei der Umrechnung der gefundenen Temperaturerhöhung in Wärmemengen werden zwei Voraussetzungen gemacht, die besonders erwähnt werden müssen. Erstens wird angenommen, daß alle Teile des Muskels, nicht nur die von der Thermosäule berührten, dieselbe Temperaturerhöhung erfahren, eine Annahme, die unbedenklich erscheint, wenn alle Teile des Muskels erregt werden. Zweitens wird an

genommen, daß zwischen dem Moment der Erregung und dem der Temperaturmessung keine in Betracht kommende Wärmemenge verloren geht. Inwieweit letzteres zutrifft, kann nur durch Versuche festgestellt werden, wie sie seinerzeit auf Anregung Fieks von A. Danilewsky ausgeführt wurden (1880, A. g. P. 21, 109). In diesen Versuchen wurde ein am Muskel hängendes Gewicht erst gehoben und dann fallen gelassen. Die lebendige Kraft des Gewichts wird von dem Muskel vernichtet und setzt sich in ihm in Wärme um, deren Betrag nach dem eben beschriebenen Verfahren gemessen werden kann. Trifft die fragliche Voraussetzung in vollem Umfange zu, so muß der in Grammmillimeter gemessene numerische Wert der von dem Gewicht geleisteten Arbeit 427 mal größer sein als die gefundene Wärmemenge in Mikrokalorien, d. h. der Quotient muß jene Zahl liefern, die als mechanisches Wärmeäquivalent bekannt ist. Die nachstehende Tabelle (aus A. Fick, Mechan. Arbeit etc., Leipzig, 1882, 174) gibt im ersten Stab das fallende Gewicht, im zweiten das Produkt aus demselben und der Fallhöhe oder die Arbeit, der dritte Stab die entwickelte Wärmemenge, der letzte Stab den Quotienten von Arbeit durch Wärme.

Gewicht (in g)	Arbeit = Gewicht × Fallhöhe (g mm)	Wärme in Mikrokalorien	$\frac{\text{Arbeit}}{\text{Wärme}}$
30	1848	3,70	497
30	924	1,92	481
30	1848	3,59	515
30	924	2,07	446
30	1848	3,33	555
30	1850	3,81	485
60	1500	3,14	478
60	1500	3,03	495
60	1512	3,10	488
		Mittel	493

Man sieht, daß die Quotienten von dem geforderten Werte nicht allzusehr abweichen, im Mittel um 16 %. Da die Fehler alle in derselben Richtung liegen, so folgt, daß die gefundene Wärmemenge zu klein, d. h. die Temperaturmessung zu niedrig ausgefallen ist. Dies kann bezogen werden auf einen Wärmeverlust infolge Erschütterung des mit dem Muskel verknüpften Apparates oder, was wahrscheinlicher, infolge zu großer Trägheit der messenden Instrumente. Jedenfalls hat der Versuch ergeben, daß die im Muskel entstehende Wärmemenge ihrer Größenordnung nach richtig gemessen werden kann, und daß Versuche am zuckenden Muskel innerhalb der angegebenen Fehlergrenze zutreffende Werte ergeben werden.

Zur Bestimmung des totalen Energieumsatzes im zuckenden Muskel richtet man den Versuch in der Weise ein, daß keine äußere Arbeit geleistet wird, das vom Muskel gehobene Gewicht vielmehr wieder zurückfällt. Der einzige Erfolg der Erregung ist dann eine Erwärmung des Muskels, aus deren Messung sich die entwickelten Wärmemengen ergeben. Nach diesem Plane sind die Versuche der folgenden Tabelle durchgeführt (Stab 1—3,) die ebenfalls dem Buche von A. Fick (a. a. O. 221) entnommen ist. Sorgt man dafür, daß der Muskel seine Verkürzung aufschreibt, so ist auch die Arbeit bekannt, die man hätte gewinnen können (Stab 4). Dividiert man mit dem kalorischen Äquivalent derselben (Stab 5) in die entwickelten Wärmemengen, so erhält man das Verhältnis zwischen Wärme und Arbeit (letzter Stab); der Wirkungsgrad ist letzterem Verhältnis reziprok. Jede einer Horizontalreihe entsprechende Messung bezieht sich nicht auf eine, sondern auf drei rasch aufeinanderfolgende Zuckungen. Der Zweck dieser Anordnung war die Ausschläge zu vergrößern.

Belastung des Muskels	Temperaturerhöhung in $^1/_{1000}{}^0$	Wärmemenge in Mikrokalorien	Arbeit in Grammmillimeter	Kalorisches Äquivalent der Arbeit	Verhältnis der Wärme zur Arbeit
0	5,1	14,6			
20	6,3	18,3	465	1,09	16,7
40	6,8	19,7	802	1,88	10,5
80	8,3	23,9	1402	3,34	7,1
120	8,4	24,2	1914	4,50	5,4
160	8,9	25,8	2402	5,64	4,6
200	8,9	25,6	2905	6,83	3,7
160	9,1	26,2	2402	5,64	4,6
120	8,1	23,3	1914	4,50	5,2
80	7,6	21,9	1420	3,34	6,6
40	6,7	19,5	819	1,92	10,2
20	6,2	18,0	465	1,09	16,6
0	4,6	13,4			

Wie man aus dem ersten Stabe sieht, steigen die Versuche von der Belastung 0 schrittweise bis 200 g empor, um dann in gleicher Weise wieder zu sinken. Hierdurch wird es möglich, den Einfluß der Ermüdung kennen zu lernen. Dieselbe macht sich hier nur insofern bemerklich, als die Temperaturerhöhungen und die ihr proportionalen Wärmemengen für gleiche Lasten zum Schluß der Versuchsreihe um ein weniges kleiner ausfallen als im Beginn; in der Arbeitsleistung ist dagegen eine Ermüdung nicht zu bemerken, die Arbeiten der absteigenden Reihe sind eher etwas größer. Das frühere Nachlassen der Wärmeentwickelung gegenüber der mechanischen Leistung ist eine am Muskel stets zu beobachtende Erscheinung. Nach dem, was oben über den Stoffwechsel

des ausgeschnittenen Muskels mitgeteilt ist, wird man die Erscheinung so zu deuten haben, daß die Sauerstoffspannung nicht ausreicht zum vollständigen Ablauf der Oxydationsvorgänge und daß sich Zwischenprodukte, vor allem Milchsäure, im Muskel anhäufen. Die Erscheinung ist hier nur angedeutet, wird aber bei rascher Zuckungsfolge sehr auffällig. Sie lehrt, daß ein Teil der Zersetzung und Wärmebildung nicht notwendig mit der mechanischen Leistung verknüpft ist und sozusagen nur ein sekundäres Glied in dem Erregungsvorgang darstellt.

Da alle Zuckungen durch dieselbe Reizstärke ausgelöst worden sind, so läßt die Tabelle erkennen, daß die Zersetzungsgröße im Muskel von der Spannung abhängt, unter der er sich befindet. Dieser Satz gilt auch dann, wenn die Spannungen sich erst im Verlaufe der Zuckung einstellen, wie bei dem Spannungs- und dem Schleuderverfahren (Heidenhain, Mechanische Leistung etc., Leipzig, 1864, S. 84 ff.; Fick und Harteneck, 1878, A. g. P. **16**, 58). Die großen Arbeitsleistungen, die durch das Schleuderverfahren aus dem Muskel gewonnen werden können, haben demnach nicht nur einen physikalischen, sondern auch einen physiologischen Grund, wie schon oben gefolgert wurde.

Eine weitere Eigentümlichkeit ist die geringe Zunahme der Wärmeentwicklung, wenn dem Muskel steigende Lasten aufgebürdet werden, während die geleisteten mechanischen Arbeiten erheblich wachsen. Es wird also bei starker Spannung des Muskels ein größerer Anteil der freiwerdenden Energie zu mechanischer Leistung verfügbar, was sich in dem abnehmenden Werte des Quotienten Wärme/Arbeit äußert. Man ersieht aus dem 3. und 5. Stabe, daß bei der Spannung von 200 g die mechanische Leistung mehr als ein Viertel der gesamten freigewordenen Energie beträgt, und es ist nicht ausgeschlossen, daß bei noch höherer Spannung das Verhältnis sich noch günstiger gestaltet hätte. In der Tat hat Zuntz (1897, A. g. P. 68, 211), wie oben erwähnt wurde, bei seinen Versuchen an Tieren und Menschen unter günstigen Bedingungen den Wirkungsgrad der Muskelarbeit zu 0,31—0,34 ermittelt. Es heißt dies, daß ein Drittel der aufgewendeten Energie als mechanische Arbeit erscheint.

Der Wert dieses Verhältnisses ist theoretisch von großem Interesse, weil er einen Schluß gestattet auf die Art der Energieumwandlung, die im Muskel vor sich geht. Da Verkürzung auch am toten Muskel noch möglich ist, sind die kontraktilen Teile vermutlich verschieden von den erregbaren. Man kann sich vorstellen, daß in letzteren (in dem Erwärmer) eine gewisse Wärmemenge Q entsteht, die bei der Erregung an die kontraktilen Teile und schließlich nach außen (an den Kühler) abgegeben wird. Nach diesem Bilde arbeitet der Muskel wie eine Dampfmaschine oder allgemeiner wie eine thermodynamische

Maschine. Nimmt man an, daß die kontraktilen Teile des Muskels beim Erwärmen sich verkürzen, so ließe sich der mechanische Vorgang zu einem umkehrbaren Kreisprozeß im Sinne von Carnot gestalten (A. Fick, Mechan. Arbeit etc. S. 154). Für denselben gilt die Beziehung

$$\frac{q}{Q} = \frac{T_e - T_k}{T_e}.$$

Sie besagt, daß die nützlich verbrauchte Wärme q sich zur gesamten verbrauchten Wärme Q verhält wie die Differenz der Temperaturen des Erwärmers und Kühlers zu der absoluten Temperatur des Erwärmers.

Angenommen die Erregung des Muskels geschehe bei 27 °, d. h. bei der absoluten Temperatur 300 und der Muskel erwärme sich bei der Zuckung um 0,01 °, so ist $T_e - T_k = 0{,}01$ und $q/Q = 0{,}01/300$ oder 1/30000. Man sieht, daß zur Erzielung eines Wirkungsgrades $\frac{1}{3}$, wie er sich unter günstigen Arbeitsbedingungen tatsächlich erreichen läßt, eine Temperaturdifferenz von 100 ° zwischen Muskel und Umgebung nötig wäre. Hierzu kommt, daß der Muskel innerhalb der physiologischen Temperaturgrenzen überhaupt nicht merklich seine Länge ändert (Sommer, 1908, Z. f. B. 52, 115), so daß auch die oben gemachte Annahme hinfällig wird.

Daraus folgt, daß die Auffassung des Muskels als einer thermodynamischen Maschine unzutreffend und daß die überaus günstige Ausnutzung der freiwerdenden Energie nur verständlich ist unter der Annahme, daß chemische Energie direkt und ohne den Umweg über die Wärmebildung in mechanische umgesetzt wird. Man kann demnach den Muskel als eine chemodynamische Maschine bezeichnen, bei der die gebildete Wärme nur ein Nebenprodukt darstellt. Durch welche Einrichtung im Muskel dieser Erfolg ermöglicht ist, bleibt vorläufig unbekannt.

Elfter Teil.

Allgemeine Eigenschaften der Nerven.

Der Bau der Nerven zeigt gewisse Analogien mit dem der Muskeln. Sie bestehen wie diese aus Fasern protoplasmatischer Natur, den Achsenzylindern, die von einer Hülle, der Schwannschen Scheide umgeben sind. Diese Stücke können mit der Muskelfaser und ihrem Sarkolemm verglichen werden. Es ist ferner bekannt, daß der Achsenzylinder zum größten Teil in feinste Fäden, sog. Fibrillen umgewandelt ist, ein Rest undifferenzierten Protoplasmas, das sog. Axoplasma, aber erhalten bleibt. Dagegen fehlen dem Achsenzylinder Kerne, welche den Kernen der Muskelfaser entsprechen. Der zu dem Achsenzylinder gehörige Kern liegt in der Ganglienzelle, aus welcher der Achsenzylinder entspringt. Eine besondere Eigentümlichkeit mancher Nerven ist die Markscheide; sie bildet eine innerhalb der Schwannschen Scheide gelegene, aus röhrenförmigen Stücken bestehende Hülle um den Achsenzylinder.

Die chemische Zusammensetzung der Nerven ist hauptsächlich am Gehirn untersucht worden. Dabei haben sich zwischen der grauen und weißen Substanz deutliche Unterschiede ergeben, indem die Eiweißkörper, bes. Nukleoproteine und Globuline, sich vornehmlich in der grauen Substanz finden, dagegen Neurokeratin, Phosphatide. Zerebroside und Cholesterin überwiegend, wenn nicht ausschließlich in der weißen Substanz. Da letztere im wesentlichen aus markhaltigen Nervenfasern besteht, die graue Substanz zu einem erheblichen Teile aus marklosen Fasern, so kann man die aufgeführten Stoffe als chemisch kennzeichnend für die betreffende Fasergattung ansehen. Die markhaltigen Nerven (weiße Substanz) sind relativ arm an Wasser, sie enthalten davon nur 70 % gegen 83 in der grauen Substanz.

Das Neurokeratin ist, wie schon der Name andeutet, in seiner Zusammensetzung und seinen Eigenschaften dem Keratin der Hornsubstanzen (Haare, Nägel) nahestehend, es ist aber etwas reicher an C und etwas ärmer an N und S als dieses (Argiris, 1907, Z. phl. C. 54, 86). Es ist wie alle Keratine durch seine Widerständigkeit gegen verdauende Flüssigkeiten und Säuren ausgezeichnet.

Die Zerebroside sind stickstoffhaltige, phosphorfreie Substanzen, die beim Sieden mit verdünnten Mineralsäuren einen reduzierenden Zucker (Galaktose) abspalten (Thierfelder und Kitagawa, 1906, Z. phl. C. 49, 286). Sie sind in warmem Alkohol löslich und können durch denselben, zusammen mit dem Lezithin und Cholesterin den markhaltigen Nerven entzogen werden, worauf diese ihre starke Lichtbrechung verlieren und „grau" werden.

Die Phosphatide sind esterartige Verbindungen zwischen N-haltigen Basen und Fettsäure-Glyzerin-Phosphorsäure. Das bekannteste Beispiel aus der Gruppe dieser Körper ist das Lezithin, das bei der Spaltung in Glyzerin, Fettsäuren, Phosphorsäure und Cholin zerfällt. Der Anwesenheit der Phosphatide verdankt das Nervenmark die Eigentümlichkeit in Berührung mit Wasser aufzuquellen unter Hervortreibung der als Myelinformen bekannten Figuren.

Für die vielfach als Bestandteile des Nervenmarkes angegebenen Substanzen Protagon und Jekorin ist es zurzeit noch nicht sichergestellt, ob sie als einheitliche Stoffe gelten können. Für das sog. Protagon ist es sogar wahrscheinlich, daß es nur ein Gemenge aus Phosphatiden und Zerebrosiden darstellt. Dagegen ist Baskow (1908, Z. phl. C. 57, 395) neuerdings für die Einheitlichkeit des von Drechsel entdeckten Jekorins eingetreten. Von den Phosphatiden würde es sich durch seinen Schwefelgehalt unterscheiden.

Die Leitung der Erregung im Nerven.

Die Nerven sind in zwei physiologischen Zuständen, dem ruhenden und dem erregten, bekannt. Der erregte Zustand verrät sich weder durch Formänderung noch durch Wärmeentwicklung, noch auch durch einen chemisch nachweisbaren Stoffumsatz, obwohl er nachweislich des Sauerstoffes bedarf (v. Baeyer, 1903, Z. f. allg. P. 2, 169). Er macht sich aber bemerklich durch die Veränderungen, die er in entfernten Organen hervorruft. Diese Veränderungen treten anscheinend augenblicklich ein, so daß man früher an eine Art Fernwirkung dachte oder an eine Fortleitung von so großer Geschwindigkeit, daß sie der Messung nicht zugänglich gemacht werden könne.

Im Jahre 1850 fand jedoch Helmholtz (A. f. A. u. P., 1850, 276), daß diese Geschwindigkeit meßbar ist. Wie S. 212 gezeigt wurde,

verstreicht zwischen dem Moment der Reizung eines Muskels und dem Beginn seiner Verkürzung eine sehr kurze Zeit, die sog. Latenzzeit. Reizt man den Muskel von seinen Nerven aus (sog. indirekte Reizung), so findet man die Latenzzeit größer und zwar um so mehr, je weiter entfernt vom Muskel die Reizung stattfindet. Helmholtz hat die Messung dieser Latenzzeiten nach zwei verschiedenen Methoden durchgeführt und für die Geschwindigkeit der Leitung übereinstimmende Werte erhalten.

Das eine dieser Messungsverfahren gestaltet sich wie folgt: Der Muskel verzeichnet auf der bewegten Schreibfläche seine Zuckung, deren Abstand von der den Reizmoment kennzeichnenden Marke der gesuchten Latenzzeit entspricht (s. o). Man reizt einmal nahe dem Muskel und dann möglichst entfernt und erhält so zwei Latenzzeiten, deren Differenz der zur Durchsetzung der Nervenstrecke nötigen Zeit entspricht.

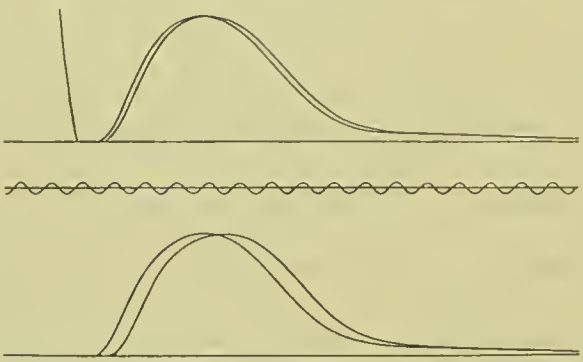


Fig. 48. Zuckungskurven eines Gastrocnemius, der vom Nerven aus gereizt wird. Die von der entfernteren Reizstelle ausgelöste Zuckung erscheint etwas später. Das obere Kurvenpaar ist bei Zimmertemperatur, das untere bei gekühltem Nerv geschrieben.

In Fig. 48 ist das Ergebnis eines derartigen Versuches dargestellt, oben an einem Nerven von Zimmertemperatur, unten an demselben Nerven, nachdem er einige Minuten durch Eiswasser gekühlt war. Die der Marke des Reizmomentes nähere Kurve bezieht sich auf die Reizung nahe dem Muskel, die entferntere am Beckenende des Nerven. Die Länge des Nerven zwischen den beiden Reizstellen betrug 55 mm. Um die Längenunterschiede in Zeitintervalle zu übersetzen, ist bei der ersten Umdrehung der Trommel die Stimmgabelkurve mitgezeichnet worden, von welcher 100 Schwingungen auf die Sekunde gehen. 10 Schwingungen entsprechen einer Abszissenlänge von 37 mm, somit 1 mm 0,0027 Sekunden oder 2,7 σ, wenn mit σ ein Tausendteil einer Sekunde bezeichnet wird. Die Messung ergibt nun, daß am zimmerwarmen Nerven die von der entfernten Reizstelle ausgelöste Zuckung

mm 0,7 mm oder 1,9 σ später liegt, somit die 55 mm Nerv in 1,9 σ oder 29 mm in 1 σ durchlaufen worden sind; die Schnelligkeit der Erregungsleitung betrug in diesem Falle 29 mm/σ oder 29 m/sek. Am gekühlten Nerven ist der Abstand der beiden Zuckungskurven nahezu dreimal so groß, die Geschwindigkeit der Leitung also dreimal kleiner oder gleich 10 m/sek. Für 10° nimmt die Leitungsgeschwindigkeit ungefähr um 100 % zu, also gerade so wie eine chemische Reaktionsgeschwindigkeit (Snyder, 1908, Am. J. of P. **22**, 179; K. Lucas, 1908, J. of P. **37**, 112).

Es versteht sich von selbst, daß eine derartige Rechnung nur zulässig ist unter der Voraussetzung, daß die Leitungsgeschwindigkeit in allen Teilen des geprüften Nerven dieselbe ist. Kann diese Voraussetzung nicht gemacht werden, so ergibt der Versuch nur den mittleren Wert der Leitungsgeschwindigkeit innerhalb der geprüften Strecke. Die Untersuchungen von R. du Bois-Reymond (1899, Zb. f. P. **13**, 513) und Engelmann (A. f. P. 1901, 28) haben aber ergeben, daß bei einer in allen Teilen des Nerven gleichen Temperatur die obige Voraussetzung im allgemeinen zutreffend ist.

Helmholtz hat seine Untersuchung auch auf die Messung der Leitungsgeschwindigkeit im motorischen menschlichen Nerven ausgedehnt (Berliner Monatsber. 1867 und 1870), und dieselbe gleichfalls von der Temperatur abhängig gefunden, wobei die Werte zwischen 30 und 90 m/sek. schwankten. Neuere Versuche von Piper, die mit sehr vollkommenen Hilfsmitteln angestellt sind, haben den Wert 120 m/sek. ergeben (1908—1909, A. g. P. **124**, 591 u. **127**, 474). Diese Erfahrungen machen es schon wahrscheinlich, daß auch die Art der Lebewesen von Bedeutung ist; vielleicht gibt es auch Unterschiede zwischen den verschiedenen Nerven eines Individuums. Die niedrigsten bisher bekannten Werte sind beobachtet worden von Fick an Muskelnerven von Anodonta mit ungefähr 1 cm/sek. und von Nicolai am Olfactorius des Hechtes mit 5—24 cm/sek. je nach der Temperatur (1901, A. g. P. **85**, 77). Man vergl. hierzu auch Carlson, (1906 Am. J. of P. **15**, 136). Die Reizstärke ist in weiten Grenzen ohne Einfluß (Piper a. a. O.).

Wie der Nerv besitzt auch der Muskel die Fähigkeit, die Erregung zu leiten, ja dieselbe tritt bei ihm noch anschaulicher hervor, weil die Erregung mit einer Änderung seiner mechanischen Eigenschaften verknüpft ist. Da es kein Mittel gibt einen Muskel in allen seinen Teilen gleichzeitig zu erregen, die Erregung vielmehr im allgemeinen in jeder Faser von einem Punkte ausgeht, so bedarf es auch hier einer gewissen Zeit, damit sich dieselbe über den Muskel ausbreitet. Es läuft die Erregung, ähnlich wie beim Nerven über die Länge der Muskelfaser hin, indem sie von dem zuerst gereizten Querschnitt auf die benachbarten

weitersehreitet. Da der erregte Querschnitt sich verkürzt und verdickt, so wird ein quer über den Muskel gelegter Hebel den Eintritt der Erregung in dem berührten Querschnitt durch seine Bewegung anzeigen, die ebenso wie die Zuckungen der Fig. 48 zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit benützt werden kann, wenn man einmal nahe dem Hebel, das andere Mal entfernt von ihm reizt. Versuche, welche mit dieser oder verwandten Methoden angestellt wurden, haben neben der Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Temperatur große Unterschiede zwischen den Muskeln verschiedener Tierspezies wie auch zwischen den verschiedenen Muskeln eines Individuums ergeben, so z. B. für quergestreifte Muskeln der Schildkröte 0,5—1,8 m/sek, des Frosches 1—4 m/sek, des Kaninchens 3—3,4 m/sek (rote Muskeln), und 5—11 m/sek, (weiße Muskeln). Am Menschen fand Hermann 10—13 m/sek (vgl. Biedermann, Elektrophysiologie, I, 124 ff.). Die Unterschiede werden noch größer, wenn man auch noch die glatten Muskeln zum Vergleiche heranzieht. An ihnen ist die Erregungsleitung so langsam, daß sie sich mit freiem Auge verfolgen läßt. Am Ureter des Kaninchens fand sie Engelmann zu 2—3 cm/sek und bei Abkühlung bis auf 0,5 cm/sek, herabgehend (1869, A. g. P. 2, 265). Ungefähr in der Mitte zwischen den beiden durch die glatten und die Skelettmuskeln gegebenen Extremen liegt die Leitungsgeschwindigkeit des Herzmuskels. Der Temperaturkoeffizient, d. h. die Zahl, welche angibt, um wieviel die Leitungsgeschwindigkeit zunimmt, wenn die Temperatur um 10 ° steigt, ist im Mittel 1,8 hat also merklich denselben Wert wie am Nerven (Woolley, 1908, J. of P. **37**, 122).

Die vorstehenden Erörterungen zeigen, daß eine bestimmte Phase des Erregungszustandes in den verschiedenen Querschnitten einer Nerven- oder Muskelfaser niemals gleichzeitig, sondern in dem betrachteten Querschnitt um so später eintritt, je weiter derselbe von dem Entstehungsorte der Erregung entfernt ist. Da in jedem Querschnitte der Vorgang in gleicher Weise verläuft, so kann man füglich von einem wellenartigen Fortschreiten der Erregung sprechen. Es besteht aber ein Unterschied gegenüber einer physikalischen Wellenbewegung insofern, als eine Zurückwerfung des Erregungsvorganges am Ende der Faser nicht vorkommt, die Erregung vielmehr erlischt, sobald sie das erregbare Gebilde in seiner ganzen Länge durchlaufen hat. Diese Erscheinung hängt vermutlich mit der Tatsache zusammen, daß der Querschnitt, in dem eine Erregung abklingt, für eine neue Erregung weniger empfänglich ist. Dieser sog. refraktäre Zustand läßt sich namentlich am Herzen und am Ureter deutlich nachweisen, gilt aber ohne Zweifel für alle erregbaren Gebilde (Bowditch, 1871, Leipz. Ber., **23**, 662; Engelmann, 1869, A. g. P. **2**, 263; Sulze, 1909, ebenda, **127**, 57). Sicherlich ist die fehlende Zurückwerfung der Erregung nicht durch eine Unfähigkeit

des Muskels bedingt, die Erregung auch in entgegengesetzter Richtung zu leiten. Man kann sich leicht überzeugen, daß bei endständiger Reizung eines Muskels die Erregung sich ebenso leicht zentrifugal wie zentripetal fortpflanzt, während bei Reizung in der Mitte der Länge die Erregung gleichzeitig nach den beiden Enden fortschreitet. Letztere Art der Ausbreitung ist sogar die natürliche insofern, als bei den Skelettmuskeln der erregende Nerv nicht endständig, sondern seitlich an die Fasern herantritt. Durch besondere Maßnahmen, wie ungleiche Temperierung der beiden Enden eines Muskels, Vergiftung eines Endes etc. kann die Reizleitung aus einer doppelseitigen oder reziproken in eine einseitige oder irreziproke verwandelt werden (Vgl. Engelmann, 1895, A. g. P. 62, 400).

Schwieriger ist es, zu beweisen, daß auch der Nerv ein doppelsinniges Leitungsvermögen besitzt. Das Verfahren, das auf den elektrischen Vorgängen im tätigen Nerv beruht, kann erst weiter unten geschildert werden. Reizt man einen Muskelnerven in seinem Verlauf zwischen Rückenmark und Muskel, so tritt immer nur im Muskel ein Erregungserfolg zutage, so daß der Anschein entsteht, daß das Leitungsvermögen dieses Nerven nur ein einseitiges, zentrifugales ist. Der einseitige Erfolg kann aber auch dadurch bedingt sein, daß die den Nerv durchlaufende Erregung nur an dem einen Ende Gelegenheit findet sich auf andere Gewebselemente zu übertragen, eine Annahme, die, wie sich später zeigen wird, in der Tat zutreffend ist. Dagegen gelingt es, wie Kühne gezeigt hat, an verzweigten motorischen Nervenfasern, das doppelsinnige Leitungsvermögen zu demonstrieren. Man kann den Versuch an vielerlei Nerven ausführen, am einfachsten und bequemsten vielleicht an dem zum Musculus gracilis des Frosches gehenden Nerven. Dieser Muskel wird durch eine sehnige Inskription in zwei ungleiche Hälften geteilt, die ihre Nerven aus einem gemeinsamen Stämmchen beziehen. Reizt man den Nerv einer Muskelhälfte mechanisch oder elektrisch, so zucken stets beide Hälften, weil die Nervenfasern sich noch innerhalb des Stämmchens gabelig teilen und ihre Äste in die beiden Muskelhälften schicken. Wird der eine Ast einer solchen Teilung erregt, so schreitet die Erregung nicht allein in der Richtung gegen den Muskel, sondern auch gegen die Teilungsstelle fort und tritt hier auf den anderen Ast über (1886, Z. f. B. 22, 314).

Das Ergebnis dieses Versuches ist auch noch in einer anderen Hinsicht lehrreich, indem es zeigt, daß Nervenfasern, die aus einer gemeinschaftlichen Stammfaser entspringen, selbständiger oder isolierter Erregung nicht fähig sind; es müssen vielmehr an einer Erregung, die nur einen Ast trifft, auch die übrigen Äste samt der Stammfaser teilnehmen. Dagegen gilt für Nervenfasern, die nirgends durch Teilungs-

stellen miteinander in Verbindung stehen, die Regel, daß die Erregungsleitung in jeder Faser isoliert verlaufen kann, ohne die benachbarten Fasern in Mitleidenschaft zu ziehen. Bei der Zusammendrängung zahlreicher Nervenfasern in den Nervenstämmen des Körpers ist diese Eigenschaft von größter Wichtigkeit; ohne sie würden örtlich umschriebene Bewegungen und Empfindungen unmöglich sein. Obwohl z. B. die Nerven für die vier geraden und einen schiefen Muskel des Auges in einem Nervenstamm (dem Okulomotorius) zusammenliegen, sind doch, auf Grund dieser Eigenschaft, die mannigfaltigsten Kombinationen ihres Zusammenwirkens möglich. Über Mittel, die Isolation der Erregung künstlich aufzuheben, vgl. Biedermann, Elektrophysiologie, 363 und 668)

Erregende Einwirkungen auf Nerv und Muskel.

I. Erregung und Narkose durch chemische Mittel.

Die zahlreichen Versuche, welche über die Erregung der Nerven durch chemische Mittel ausgeführt worden sind (vgl. Cremer, 1909, Handb. IV, 822) können mit großer Wahrscheinlichkeit dahin zusammengefaßt werden, daß jeder Stoff, der eine Schädigung des Nerven bewirkt, im allgemeinen auch zur Erregung befähigt ist. Es ist daher begreiflich, daß die verschiedenartigsten Stoffe erregend wirken können, vorausgesetzt, daß sie in Wasser bzw. in den Flüssigkeiten des tierischen Körpers löslich sind. Ist die zerstörende Wirkung eine sehr rasch fortschreitende, so können die Erregungserscheinungen geringfügig sein. Sehr intensiv und andauernd wirken dagegen jene Stoffe, welche wie schwach alkalische Lösungen die oberflächlichen Schichten des Nerven anätzen oder wie hypertonische Salzlösungen sie durch Wasserentziehung in ihrem Gefüge verändern. Unter den Alkalien bildet Ammoniak eine Ausnahme, indem es den Nerv ohne erhebliche Erregungserscheinungen abtötet. Dies erklärt sich dadurch, daß dieser Stoff leicht in die lebende Zelle eindringt, sie narkotisiert und tötet, so daß die Erregungserscheinungen bald unterdrückt oder überhaupt nicht sichtbar werden. Besonders kräftige Erregung von Nerven erhält man durch Wasserentziehung, sei es, daß man die Nerven einfach austrocknen läßt oder daß man sie in gesättigte Lösungen von Salzen oder Nichtelektrolyten einlegt. Hierzu müssen solche Stoffe gewählt werden, die nicht oder nur sehr langsam in den Nerven eindringen. Im allgemeinen sind zentripetale Nerven auf chemischem Wege leichter zu erregen als zentrifugale (Grützner, 1894, A. g. P. 58, 69).

Ein günstigeres Objekt zum Studium der chemischen Erregung ist der Muskel, weil er nicht in dem Maße wie der Nerv durch Hüllen

geschützt ist, welche das Herandringen der gelösten Stoffe sehr erschweren. Beim Muskel treten daher die Wirkungen rascher und bei geringeren Konzentrationen der differenten Stoffe ein; letztere können auch sehr leicht wieder aus dem Muskel entfernt werden, indem man ihn in eine indifferente Lösung einhängt. Dies ist von Wichtigkeit, weil auf diese Weise dauernde Veränderungen oder Schädigungen des Muskels aufgedeckt werden können.

Wie für den Nerven, so gilt auch für den Muskel der Satz, daß Wasserentziehung sowie die Anätzung durch schwach alkalische Lösungen starke und langdauernde Erregungen hervorrufen. Die Wasserentziehung wirkt jedoch nur, wenn sie erheblich ist. So kann ein Muskel in Ringerlösung von doppelter Stärke ¼ seines Gewichtes einbüßen, ohne erregt zu werden (Overton, 1904, A. g. P. 105, 240; Urano, 1908, Z. f. B. 50, 459). Sehr bemerkenswert ist die Erfahrung, daß die Entfernung der Kalksalze aus der den Muskel umspülenden Lösung zu andauernder Unruhe (Erregung) führt, welche durch Zusatz eines löslichen Kalksalzes in geeigneter Konzentration wieder aufgehoben wird (Ringer, 1886, J. of P. 7, 291). Am besten hat sich für die Gewebe des Frosches eine Lösung bewährt, welche in Prozenten enthält: NaCl 0,65, KCl 0,02 und CaCl 0,03; eine Lösung, die unter dem Namen Ringerlösung bekannt ist. Man muß annehmen, daß der Grund für die Unruhe der Muskeln in kalkfreien Kochsalzlösungen gelegen ist in der Dissoziation von organischen Kalkverbindungen des Protoplasmas, insbesondere in der oberflächlichen Schicht (Plasmahaut) desselben. Daß hierdurch ihre Widerstandskraft vermindert wird, geht aus der Erfahrung hervor, daß Muskeln in kalkarmen oder kalkfreien Lösungen gegen die verschiedensten Eingriffe empfindlicher sind als normale. Anderseits läßt sich die Widerstandskraft des Muskels erhöhen durch Vergrößerung des Kalkgehaltes der Lösung.

Während die erregende Wirkung chemischer Stoffe anscheinend stets auf eine oberflächliche Störung (Anätzung, Auflockerung) zurückgeführt werden kann, beruht die Narkose auf einem Eindringen der wirksamen Stoffe in die lebende Zelle, welche sich mit denselben belädt nach Maßgabe ihres Lösungs- und Bindungsvermögens für dieselben und in Abhängigkeit von der dargebotenen Konzentration. Ätzende (und erregende) Wirkungen können damit verknüpft sein oder auch, wie häufig, fehlen. Unter Narkose versteht man eine vorübergehende Herabsetzung oder Aufhebung der Erregungs- und Leitungsfähigkeit, im weiteren Sinne der Lebenserscheinungen überhaupt. Ist die Aufhebung eine vollständige, so spricht man von Lähmung. Gewöhnlich geht diesen Zuständen ein Stadium erhöhter Erregbarkeit (Exzitationsstadium) voraus (vgl. A. Waller, 1896, Brain 19, 43, 277, 569).

Die narkotisch wirkenden Mittel teilen sich, wie Overton gezeigt

hat, in zwei Gruppen, die er als indifferente und basische Narkotika unterscheidet (Studien über die Narkose, Jena 1901). Zwischen beiden Gruppen kommen Übergänge vor, doch ist im allgemeinen eine scharfe Scheidung möglich. Zu den indifferenten Narkotieis gehören eine sehr große Zahl von Stoffen (mehr als die Hälfte der bekannten Kohlenstoffverbindungen), die ehemisch indifferente Körper sind oder doch nicht in ausgesprochenem Grade einen basischen, sauren oder salzartigen Charakter besitzen. Zu ihnen zählen auch einige anorganische Verbindungen wie Kohlensäure, Schwefelkohlenstoff und Stickoxydul. Ist für einen Stoff dieser Gruppe die zur Narkose nötige Konzentration in bezug auf eine bestimmte Zellenart gefunden, so gilt diese Konzentration in der Regel auch für andere Zellenarten, mögen dieselben pflanzlicher oder tierischer Herkunft sein. Die narkotisierende Wirkung ist ferner eine vorübergehende, d. h. sie hört auf nach vollständiger Entfernung der betreffenden Verbindung aus der die Zellen umgebenden Lösung, Overton, a. a. O. S. 7.

Die zweite Gruppe umfaßt die organischen Basen und ihre salzartigen Verbindungen, von welch letzteren es aber auch nur der in wässeriger Lösung hydrolytisch abgespaltene basische Bestandteil ist, der eine Wirksamkeit entfalten kann, weil er allein imstande ist in die Zellen einzudringen. Von den anorganischen Verbindungen gehört hierher das Ammoniak, während die Laugen der Alkalimetalle ausgeschlossen sind, weil sie, abgesehen von ihrer ätzenden Wirkung, in die Zellen nicht eindringen können. Die Wirkung dieser organischen Basen unterscheidet sich von der der indifferenten Narkotika insofern, als hier nicht für jeden Stoff ein Durchschnittswert der Konzentration aufgestellt werden kann, der mit geringen Abweichungen für beliebige Zellenarten gültig ist. Es zeigt sich vielmehr, daß die Konzentration eines freien Alkaloids, die zur vollständigen Narkose erforderlich ist, für verschiedene Zellgattungen um sehr große Beträge, nicht selten um mehr als das Zehnfache differiert. Die Narkose ist ferner in sehr vielen Fällen keine vorübergehende in dem oben definierten Sinne und die Wirkung bei stets gleich gehaltener Konzentration eine fortschreitende.

Alle Narkotika, gleichgültig ob sie der ersten oder zweiten Gruppe zugehören, müssen, um wirken zu können, in die Zellen eindringen. Diese Möglichkeit ist aber, wie H. Meyer und Overton gezeigt haben, an die Bedingung geknüpft, daß der Stoff in den cholesterin-lezithinartigen Verbindungen der Zellen, den sog. Zell-Lipoiden (Overton), löslich ist. Aber auch die Löslichkeit in Wasser ist erforderlich, denn alle lebenden Zellen sind von wässerigen Lösungen umgeben und können nur aus diesem Stoffe aufnehmen. Ist nun ein Stoff sowohl im Wasser, wie in den Lipoiden der Zelle löslich, so wird die Konzentration, die

er in beiden erreicht, abhängig sein von dem Teilungskoeffizienten zwischen den beiden Lösungsmitteln. Wird die Konzentration der wässerigen Lösung konstant erhalten, so ist mit Hilfe des Teilungskoeffizienten auch die Konzentration in der Zelle gegeben (H. Meyer, 1899, A. e. P. 42, 109 u. 119; 1902, 45, 338; Overton, a. a. O).

Allen oben als indifferente Narkotika bezeichneten Stoffen ist ein hoher Wert des Teilungskoeffizienten Lipoid/Wasser und zugleich eine meist sehr beträchtliche Löslichkeit in Fetten und in fetten Ölen gemeinsam. Sie dringen daher rasch in die Zellen ein und entfalten ihre narkotische Wirkung, indem sie sich in den fettartigen Bestandteilen der Zellen lösen. Je reicher eine Zellgattung an solchen Bestandteilen ist, desto mehr kann sie von dem Narkotikum aufnehmen. Dies erklärt wohl die große Empfindlichkeit der Nerven, besonders der markhaltigen, gegen Narkotika. Worauf die narkotische Wirkung im Grunde beruht, läßt sich gegenwärtig noch nicht sagen, doch dürfte es sich

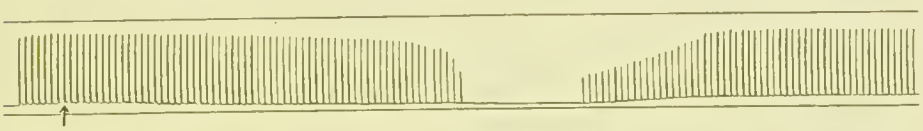


Fig. 49. Der Ischiadicus eines Frosches wird alle 10 Sekunden von einem Reiz getroffen, der eine maximale Zuckung des M. gastrocnemius hervorruft. Die Leitung der Erregung im Nerv wird vorübergehend durch Narkose unterbrochen. Die narkotisierende Lösung beginnt in dem durch den Pfeil bezeichneten Momente einzuwirken.

wahrscheinlich mehr um eine physikalische als chemische Änderung im Bau des Protoplasmas handeln, da gerade die wirksamsten Stoffe dieser Gruppe von Narkoticis sich durch eine große Trägheit in chemischer Hinsicht auszeichnen. Auch die Schnelligkeit, mit der diese Stoffe beim Sinken der Konzentration außerhalb der Zelle dieselbe wieder verlassen, weist darauf hin, daß es sich nur um eine Lösung in den Bestandteilen des Protoplasmas handelt.

Zur genaueren Verfolgung der Entwicklung und des Schwindens der Narkose eignen sich Muskel und Nerv in hervorragendem Maße, weil ihre Erregbarkeit ein bequemes Maß für den Grad der Veränderung bietet. Fig. 49 stellt das Ergebnis eines derartigen Versuches dar. Der Ischiadikus eines Frosches wird alle 10 Sekunden von einem Induktionsreiz getroffen, der auf das Beckenende des Nerven einwirkt, und eine maximale Zuckung des M. gastrocnemius auslöst. Dieselbe wird in der üblichen Weise auf der sehr langsam gehenden Trommel verzeichnet. Nach dem 8. Reiz wird das Mittelstück des Nerven in Ringerlösung getaucht, der 0,5 Gewichtsprozent Amylalkohol zugesetzt sind. In den nächsten Minuten ist der Reiz noch von gleicher Wirksamkeit

wie zuvor; von der 4. Minute ab beginnt ein Sinken der Zuckungshöhe, zunächst gleichmäßig und langsam, dann beschleunigt und nach der 10. Minute hören die Reize auf wirksam zu sein. Die narkotisierende Lösung wird nunmehr entfernt und durch gewöhnliche Ringerlösung ersetzt, worauf schon nach 1 Minute die Reize wieder wirksam werden und nach 3 ½ Minuten ihr volle Wirkung erreicht haben.

Im Gegensatz zu den Stoffen der ersten Gruppe zeigt die Narkose durch die basischen Stoffe Erscheinungen, die auf die Bildung von mehr oder weniger festen Verbindungen im Innern der Zelle hinweisen. Entsprechend ihrer leichten Löslichkeit in den Lipoiden gehen diese basischen Narkotika rasch in die Zellen ein, die Entgiftung ist dagegen eine sehr verzögerte. Die fortschreitende Giftwirkung und die sehr wechselnde Empfindlichkeit verschiedener Zellenarten gegen diese Stoffe sprechen für ein von chemischen Beziehungen bestimmtes Verhalten (Overton, a. a. O., S. 171). Aus der Gruppe dieser Narkotika sei hier das Kurarin erwähnt, das dadurch ausgezeichnet ist, daß es eine besondere Affinität zu den Nervenenden in den Skelettmuskeln besitzt. Wie Böhm (1886, Festschrift f. C. Ludwig, Leipzig) gefunden hat, genügt ⅓ mg des reinen Alkaloids für ein Kilo Kaninchen um eine vollständige Lähmung der Skelettmuskeln herbeizuführen.

Die anorganischen Verbindungen können, da sie mit wenig Ausnahmen in Fetten nicht löslich sind, nicht ohne weiteres in die Zellen eindringen, wie ja auch die in der Gewebsflüssigkeit gelösten Salze sich nicht mit den in der Zellflüssigkeit gelösten auszugleichen vermögen. Ist die molekulare Konzentration der äußeren und inneren Lösung verschieden, so findet Wasserbewegung statt, bis die Differenz der osmotischen Drücke ausgeglichen ist.

II. Mechanische Erregung.

Werden Nerven einem allmählich steigenden Drucke ausgesetzt, so werden sie je nach der Stärke desselben vorübergehend oder dauernd zur Erregungsleitung unfähig und an der gedrückten Stelle auch unerregbar; Erregungserscheinungen können dabei vollständig fehlen. Rasch einsetzende Deformationen bewirken dagegen sehr leicht Erregung. Durch Einrichtungen, die eine feine Abstufung des mechanischen Reizes gestatten, läßt sich erreichen, daß die Erregung nicht mit einer dauernden Schädigung des Nerven verknüpft ist und daß sie an derselben Stelle viele Male wiederholt werden kann (Tigerstedt, Zeitschr. f. Instrumentenkunde, 1884, 77). Gestaltet man die Vorrichtung zur Reizgebung in der Weise, daß die Arbeit des Reizes und seine Geschwindigkeit unabhängig voneinander verändert werden können (Oinuma, 1909, Z. f. B. 53, 303), so findet man, daß der Erfolg von beiden Größen ab-

hängt, daß aber die Deformationsgeschwindigkeit von größerem Einfluß ist, als die Deformationsarbeit. Eine gewisse Kompression des Nerven, um etwa $^1/_{20}$ seines Durchmessers, ist unter allen Umständen nötig, wenn überhaupt eine Erregung erzielt werden soll, anderseits genügt in der Regel eine Kompression auf $^1/_5$ bis höchstens die Hälfte seines Durchmessers um die maximale Wirkung zu erhalten. Stärkere Deformationen geben dann keinen größeren Erfolg, sind vielmehr geeignet eine dauernde Schädigung des Nerven herbeizuführen.

Auch am Skelettmuskel kann man durch leichte Schläge quer zur Faserrichtung Zuckungen auslösen. Benutzt man hierzu Vorrichtungen die eine Schwellenbestimmung gestatten, so lassen sich Zonen von verschiedener Empfindlichkeit nachweisen. Hofmann und Blaas (1908, A. g. P. **125**, 137) haben gezeigt, daß die hochempfindlichen Zonen den Orten gehäufter Nervenenden entsprechen, während die von solchen freien Faserabschnitte des Muskels relativ unempfindlich sind. Merkwürdigerweise bleibt die Verschiedenheit der Schwellenwerte auch nach Degeneration der Nerven bestehen, so daß man schließen muß, die Muskelfaser enthalte im Zusammenhang mit den nervösen Endapparaten Strukturen, welche nach Durchschneidung der Nerven nicht oder doch viel langsamer degenerieren und eine hohe Empfindlichkeit gegen mechanische Reize besitzen. Zu entsprechenden Folgerungen ist auch Langley geführt worden in seinen Untersuchungen über die Wirkung von Nikotin und Kurare auf entnervte Muskeln (1905, J. of P. **33**, 374; 1906, Zentr. f. P. **20**, 290).

III. Elektrische Erregung.

A. Erregung durch den konstanten Strom.

Zur Erlangung zuverlässiger Ergebnisse bedarf es zweier methodischer Maßnahmen:

1. Einer Einrichtung zur feinen Abstufung äußerst geringer Stromstärken. Ein konstanter Strom von 10^{-6} Amp. wird, durch den Ischiadikus des Frosches fließend, denselben in der Regel in Erregung versetzen und es werden so ziemlich alle Wirkungen des Stroms zur Beobachtung kommen, wenn letzterer bis zum 50 fachen jener Stärke ansteigt. Innerhalb dieser Werte ist eine stetige Änderung der Stromstärke anzustreben. Hierzu dient eine Einrichtung, die durch Fig. 50 (s. S. 248) schematisch dargestellt ist. MM ist ein meterlanger Draht von einigen Ohm Widerstand (Rheochord), Am ein Ampermeter, E ein konstantes galvanisches Element. Ist der Strom im Hauptkreise H geschlossen, so entsteht im Drahte MM ein gleichmäßiges Potentialgefälle und die Spannungsdifferenz zwischen irgend zwei Punkten des Drahtes wird ihrem Abstande proportional sein. Wird nun von zwei Punkten a_1 und a_2 des Drahtes durch den Stromwender W und den Schlüssel S zum Nerv N ab-

geleitet, so tritt nur ein äußerst schwacher Zweigstrom in den Reizkreis R ein, weil der Widerstand des Nerven viele tausendmale größer ist, als der des Drahtstückes a_1 a_2. Es findet durch die Abzweigung auch keine merkliche Verstärkung des Stroms im Hauptkreise statt und man darf mit verschwindendem Fehler annehmen, daß der durch den Nerven gehende Strom der Länge a_1 a_2 proportional ist.

2. Bedarf es einer Form von Elektroden, durch welche die Berührung der tierischen Teile mit Metallen vermieden wird. Ohne diese Vorsichtsmaßregel würden an den Berührungsstellen die Produkte der elektrolytischen Zersetzung auftreten, durch welche die Gewebe verändert, allenfalls sogar zerstört würden. Außerdem würden bei der ge-

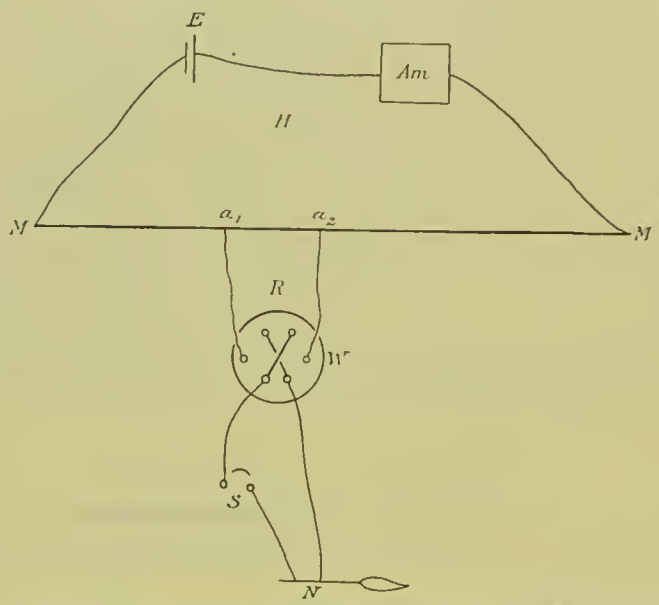


Fig. 50. Versuchsanordnung zur Reizung eines Nerven (N) durch konstante Ströme von stetig veränderlicher Stärke.

ringsten Ungleichheit der beiden berührenden Metalle diese selbst mit der im Gewebe vorhandenen Salzlösung ein galvanisches Element bilden, dessen Strom sich zu dem Reizstrom algebraisch addiert.

Die unveränderliche Beschaffenheit des zu reizenden Gewebes wird am besten erreicht, wenn man als zuleitende Elektroden Fäden, Pinsel oder Tonpfröpfe nimmt, die mit normaler Kochsalzlösung durchtränkt sind. Die Kochsalzlösung ist durch einen Pfropf von Kochsalzton getrennt von einer Lösung von Zinksulfat, in welche amalgamiertes Zink taucht. Diese von E. du Bois-Reymond geprüfte Zusammenstellung ist unter dem Namen der unpolarisierbaren Elektroden bekannt (Monatsber. Berlin. Akad. 1859. Über eine andere Form solcher Elektroden vgl. Oker-Blom, A. g. P. 79, 1900, 534).

Die Wirkung des konstanten Stromes möge zunächst an einem Ischiadicus (vom Frosch) untersucht werden, der mit dem M. gastrocnemius in Verbindung steht. Der Strom kann in den Nerv geschickt werden sowohl in der Richtung gegen den Muskel (absteigend) als auch in der Richtung gegen das Beckenende des Nerven (aufsteigend). Unterbrechung und Schließung geschieht im abgeleiteten Kreise. Über das Ergebnis bei absteigendem Strom gibt nachstehende Tabelle Auskunft, in welcher

L die Länge der Ableitungsstrecke am Rheochord in cm
μA die Stromstärke im Nerven in Mikroampere und
H die (fünffach vergrößerte) Zuckungshöhe in mm bedeutet.

L	μA	H		
4	0,5	0		
6	0,75	0		
6,3	0,79	1,3	Minimalzuckung	Alle Zuckungen nur im
7	0,87	10,0		Moment der Strom-
8	1,0	13,6		schließung (sog.
10	1,25	15,3		Schließungszuckungen = SZ)
12	1,5	16,0	Maximalzuckung	

Weitere Verlängerung der Ableitungsstrecke bis 100 cm = 12,5 μA gibt keine höheren Zuckungen.

Dieser Versuch zeigt bereits die wesentlichen Erscheinungen nicht nur der elektrischen, sondern überhaupt jeder Art von Erregung: Die Erfolglosigkeit gewisser sog. unterschwelliger Reizstärken, das Auftreten von Erfolgen sobald eine gewisse Reizstärke, der Schwellenreiz, überschritten wird, die Zunahme des Reizerfolges mit wachsender Reizstärke, aber nicht proportional derselben, sondern in immer geringerem Maße und schließlich die Einstellung des Erfolges auf einen endgültigen, bei weiterer Steigerung des Reizes nicht mehr vergrößerbaren Wert, die Maximalerregung. Der schwächste, dieselbe auslösende Reiz heißt der Maximalreiz, alle stärkeren übermaximale. Der ungleiche Erfolg innerhalb der minimalen und maximalen Stromstärke rührt aller Wahrscheinlichkeit nach nur davon her, daß mit wachsender Stromstärke eine immer größere Zahl von Nerven- und Muskelfasern in die Erregung einbezogen wird. Sind alle Fasern des Muskels erregt, so kann weitere Verstärkung des Stroms den Erfolg nicht mehr steigern (K. Lucas, 1905—1909, J. of P. 33, 125; 38, 113).

Wiederholt man den Versuch mit aufsteigender Stromrichtung, so erhält man im wesentlichen gleiche Resultate. Man findet höchstens für den Schwellen- bzw. Maximalreiz etwas andere Werte als bei absteigendem Strom.

Verwendet man stärkere Ströme, so treten neue Erscheinungen auf, die zunächst darin bestehen, daß auch während der Dauer des

Stromes, sowie bei der Öffnung desselben Reaktionen zu beobachten sind. Tetanische Kontraktionen, die im Moment der Schließung einsetzen und kürzere oder längere Zeit während des Stromschlusses andauern (Schließungstetanus = STe), treten zum Teil schon innerhalb der oben angegebenen Stromstärken auf, sicher aber bei höheren Werten derselben. Je reizbarer ein Präparat ist, desto leichter, d. h. bei um so geringerer Stärke des Stromes treten diese Schließungstetani auf. Man kann eine erhöhte Reizbarkeit der Nerven durch leichte Austrocknung herbeiführen, besonders aber dadurch daß man Nerven von Frösehen nimmt, die längere Zeit in der Kälte gewesen sind (Kaltfrösche), Hering, 1882, Wien. Sitz.-Ber. 85, III, 1; v. Frey, A. f. P. 1883, 43. Auch bei lokaler Abkühlung kommt es zu gesteigerter Erregbarkeit, vgl. Gotch und Macdonald, 1896, J. of P. 20, 247.

Ein weiterer Erfolg stärkerer Ströme ist das Auftreten einer Öffnungserregung im Moment der Stromunterbrechung entweder in Gestalt einer Zuckung (Öffnungszuckung = ÖZ) oder eines Tetanus (Öffnungstetanus = ÖTe). Bei absteigendem Strom kommt es allerdings in der Regel nicht zu langdauernden Öffnungserregungen, nur zu mehr oder weniger starken Öffnungszuckungen. Dagegen sind nach Unterbrechung starker aufsteigender Ströme starke und andauernde Öffnungserregungen die Regel.

Endlich findet man Stromstärken, bei welchen die Erscheinungen nicht nur keine Steigerung mehr erfahren, sondern zum Teil wieder sich mindern oder gar verschwinden und zwar gilt dies für die Öffnungserregung bei absteigender und für die Schließungserregung bei aufsteigender Stromrichtung.

Will man die Erfolge der Reizungen der Nerven durch den konstanten Strom in den Hauptzügen zusammenfassen, so kann man dies in der Form des sog. Zuckungsgesetzes tun, welches indessen willkürlicherweise auf die tetanischen Reizerfolge nicht Rücksicht nimmt. Man unterscheidet dann nur drei Stromstärken, eine schwache, mittlere und starke und als Erfolge SZ und ÖZ. Mit diesen Einschränkungen lautet das Schema nach E. Pflüger (Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin, 1859, S. 446).

Stromstärke	Aufsteigender Strom		Absteigender Strom	
	Schließung	Öffnung	Schließung	Öffnung
Schwach	Zuckung	Ruhe	Zuckung	Ruhe
Mittel	Zuckung	Zuckung	Zuckung	Zuckung
Stark	Ruhe	Zuckung	Zuckung	Ruhe (schwache Zuckung)

Bevor man versucht, die Vielheit der Erscheinungen in allgemeineren Regeln zusammenzufassen, wird es sich empfehlen, den Kreis der Erfahrung dadurch zu erweitern daß auch noch ein anderes reizbares Gewebe, etwa ein quergestreifter Muskel zum Versuche benützt wird.

Wird ein Froschsartorius mit einem Schreibhebel verknüpft und an seinen beiden Enden von zwei geeignet beschaffenen unpolarisierbaren Elektroden berührt, so findet man zunächst, wie beim Nerven geringe Unterschiede im Schwellenwerte für ab- und aufsteigende Ströme; zugleich zeigt sich, daß diese Unterschiede mit der Gestalt des Muskels zusammenhängen, indem das obere breitere Ende etwas stärkerer Ströme bedarf. Dies ist verständlich, da auf den breiteren Querschnitt mehr Fasern treffen, auf die einzelne Faser demnach ein geringerer Anteil des Stromes. Mit anderen Worten, der Reizerfolg ist nicht von der Stromstärke abhängig, sondern von der Stromdichte, d. h. von der auf die Einheit des Querschnitts entfallenden Stromstärke.

Größere Unterschiede im Reizerfolg sind zwischen Nerv und Muskel dadurch gegeben, daß man am letzteren selten reine Schließungszuckungen erhält, vielmehr in der Regel kurze Tetani (v. Bezold, Unters. üb. d. elektr. Erregung, Leipzig, 1861, 195; Tigerstedt, A. f. P. 1885, Suppl. 185; Garten, 1901, Abhandl. Ges. d. Wiss. Leipzig, 26, 321 u. a.). Ferner sind Öffnungszuckungen am Muskel viel schwerer zu erhalten als am Nerv. Man bedarf dazu relativ starker Ströme und einer langen Schließungsdauer. Endlich zeigen die Muskeln unter dem Einfluß stärkerer konstanter Ströme noch eine andauernde Aufwulstung, welche sich bei der Schließung an der Kathode (d. h. an der Austrittsstelle des Stroms aus der Muskelsubstanz), bei der Öffnung an der Anode (Eintrittsstelle) bildet. Sie bewirkt entsprechend ihrer örtlichen Beschränktheit nur eine geringfügige Verkürzung des Muskels. Ob sie als eine Erregungserscheinung aufgefaßt werden kann, ist noch fraglich. Sie ist auch am narkotisierten Muskel zu beobachten (Biedermann, 1879, Wiener Sitzungsber. III. Abt. 97 und 80; Saito, 1906, Z. f. B. 48, 340).

Versucht man die für Nerv und Muskel gemeinsamen Ergebnisse der elektrischen Erregung in Kürze zusammenzufassen, so kommt man zu folgenden Sätzen:

1. Die meist ungleiche Wirksamkeit der beiden Stromrichtungen. Da hier nur von zwei Stromrichtungen die Rede ist, so ist schon vorausgesetzt, daß der Strom das erregbare Gebilde der Länge nach durchfließt, entweder zentrifugal oder zentripetal. Man kann natürlich durch geeignete Vorkehrungen auch schräge oder quere Durchströmungen bewerkstelligen, es hat sich aber gezeigt, daß die-

selben stets viel schwächer, rein quere Durchströmungen fast gar nicht wirksam sind. Beschränkt man sich auf Längsdurchströmungen, so ist die ungleiche Wirksamkeit der beiden Stromrichtungen fast immer deutlich. Sie wird noch auffälliger, wenn künstlich ein Ende des Muskels oder Nerven unerregbar oder minder erregbar gemacht wird, sei es durch lokale Erhitzung, Quetschung oder chemische Veränderung. Besonders elegant läßt sich der Versuch durch eine lokale Narkose mit Äther, Chloralhydrat, Amylalkohol oder durch eine lokale Vergiftung mit Kaliumchlorid bewirken. Man findet dann die gegen das veränderte Ende gerichteten Ströme bei der Schließung 8—10 mal weniger wirksam als die von demselben fortgerichteten und man kann den Unterschied noch größer machen, wenn man den Muskel oder Nerv in eine von parallelen Stromfäden durchflossene Lösung einsenkt. Engelmann, 1881, A. g. P. 26, 144; Biedermann, Elektrophysiologie I. 188.

Diese Erfahrungen zwingen zu der Annahme, daß der Strom nicht in dem ganzen von ihm durchflossenen Faserabschnitt erregt, sondern nur an den Stellen, wo er in die Fasern ein oder aus ihnen austritt, d. h. an der Anode oder Kathode. Diese Folgerung wird gesichert durch die genauere Untersuchung der Erregungserscheinungen an Muskeln mit Hilfe der Dickenschreibung und unter Messung der Latenzzeiten (vgl. oben S. 251). Reizt man einen Skelettmuskel des Frosches mit sehr schwachen Strömen, so läßt sich namentlich am ermüdeten Präparat beobachten, daß die Erregung, die sich durch die Formänderung verrät, auf die Kathode beschränkt bleibt. Wird der Reiz verstärkt, so breitet sich die Erregung von dort über den Muskel aus. Die bei der Schließung eines konstanten Stromes auftretende Erregung (Zuckung oder Tetanus) geht von der Kathode aus. In ähnlicher Weise läßt sich zeigen, daß bei der Öffnung die gegebenenfalls eintretende Erregung an der Anode beginnt.

Da mithin die durch konstante Ströme bewirkten Erregungen nicht gleichzeitig in allen Querschnitten des Muskels, sondern nur an der Ein- oder Austrittsstelle entstehen, so ist die ungleiche Wirkung der beiden Stromrichtungen verständlich; eine völlig gleiche Dichte des Stromes oder eine gleiche Erregbarkeit an den beiden Orten ist höchst unwahrscheinlich.

2. Die bei der Schließung eines konstanten Stroms an dessen Kathode auftretende Erregung ist, jedenfalls bei starken Strömen, an empfindlichen Nerven und besonders an Muskeln auch bei schwachen Strömen, in der Regel eine tetanische. Der Tetanus ist von kurzer Dauer, meist nur aus wenigen an Intensität rasch abnehmenden Erregungsstößen bestehend. An weniger empfindlichen Präparaten und bei wiederholter Reizung kann statt des Tetanus eine einfache Zuckung auftreten.

3. Öffnungserregungen sind im allgemeinen schwerer zu erhalten, als Schließungserregungen. Erstere sind im hohen Maße von der Dauer des Stromschlusses abhängig. Daraus ist zu folgern, daß die Öffnungserregung erst eintreten kann, nachdem eine Umstimmung des Gewebes durch den Strom stattgefunden hat. Diese Vorstellung wird namentlich nahe gelegt durch die Erscheinung des Öffnungstetanus, der die Öffnung des Stromes überdauert und zweifellos durch die Veränderungen bedingt ist, die der Strom im Gewebe geschaffen hat. Welcher Art dieselben sind, läßt sich erkennen, wenn man durch das Umlegen einer Wippe die Elektroden, die den erregenden Strom zugeführt haben, plötzlich statt mit dem stromgebenden Element mit einem Galvanometer verbindet. Man bemerkt dann das Vorhandensein eines rasch abnehmenden Stromes, der seiner Richtung nach entgegengesetzt ist dem zugeleiteten Strom. Solche nach Unterbrechung eines Stromes auftretende, durch die chemische Veränderung des Leiters bedingte Gegenströme werden als Polarisationsströme bezeichnet. Die Versuche lassen sich so einrichten, daß eine Polarisation in den Elektroden sowie an den Berührungsflächen zwischen diesen und den tierischen Geweben ausgeschlossen ist, woraus folgt, daß es sich um eine „innere Polarisation" handelt. Die den tierischen Geweben eigentümlichen Membranen und Trennungsflächen zwischen verschiedenen Medien oder Phasen bedingen eine teilweise Zurückhaltung der Ionen und damit das Auftreten elektromotorischer Gegenkräfte. Wird der polarisierende Strom unterbrochen, so gleicht sich die elektromotorische Kraft der Polarisation in einem Gegenstrome aus, wobei die das Gewebe durchtränkenden Salzlösungen als Leiter dienen. Cremer hat gezeigt, daß der Polarisationsstrom eines Froschnerven sehr wohl befähigt ist einen ihm angelegten zweiten Nerven zu erregen (1908, Z. f. B. 50, 355); man wird also die Möglichkeit, daß der polarisierte Nerv sich durch seinen Polarisationsstrom selbst erregt, nicht von der Hand weisen können. Damit gewinnt die schon wiederholt ausgesprochene Ansicht, daß die Öffnungserregung der Schließung des Polarisationsstromes zuzuschreiben sei, eine erhöhte Bedeutung (Tigerstedt, 1882, Svenska vet.-akad. handlingar 7; Grützner, 1882 u. 1883, A. g. P. 28, 130; 32, 357; Cremer Handb. 4, 979). Läßt man diese Vorstellung gelten, so nimmt das polare Erregungsgesetz die einfache Form an: Reizung findet nur an wahren oder physiologischen Kathoden statt d. h. an den Stellen, wo der Strom aus den erregbaren Gebilden austritt.

4. Die Umstimmung, die der konstante Strom in den Nerven und in schwächerem Grade in den Muskeln hervorbringt, macht sich nicht nur in physikalischen Zeichen, sondern auch in physiologischen bemerklich, die in Änderungen der Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit bestehen (Eckhard, 1858, Beitr. z. Anat. u. Phys. 1, 45; Pflüger,

Elektrotonus, Berlin, 1859). Am elegantesten läßt sich dies nach dem Verfahren von Tigerstedt zeigen (1882, Svenska, Akad. Handlingar 6), der einen Nerv auf mechanischem Wege rhythmisch erregte und beobachtete wie die Wirkung dieser Reizungen sich änderte, wenn die gereizte Stelle in den Bereich der Kathode oder Anode eines konstanten Stromes gebracht wurde. Wie die Figg. 51 und 52 erkennen lassen, wird durch die kathodische Umstimmung die Reizwirkung vergrößert,

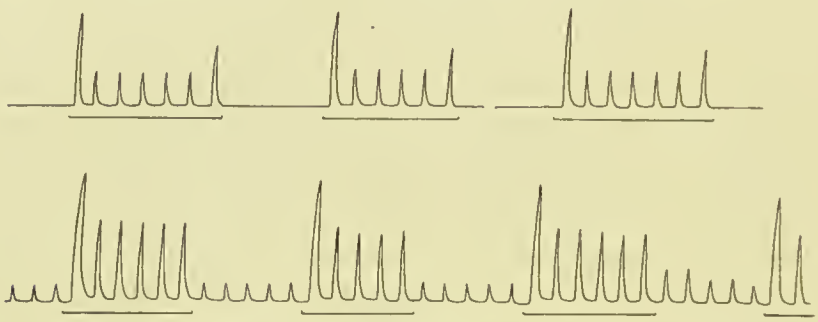


Fig. 51. Muskelzuckungen infolge rhythmischer mechanischer Erregung des Nerven. Die Reize sind sehr schwach oder (oben) sogar unterschwellig. Während der unterstrichenen Zeiten liegt die Reizstelle im Bereich der Kathode eines konstanten Stroms, wodurch die Reize viel wirksamer werden. Die Striche unter der Kurve geben die Zeiten der Stromschlüsse an.

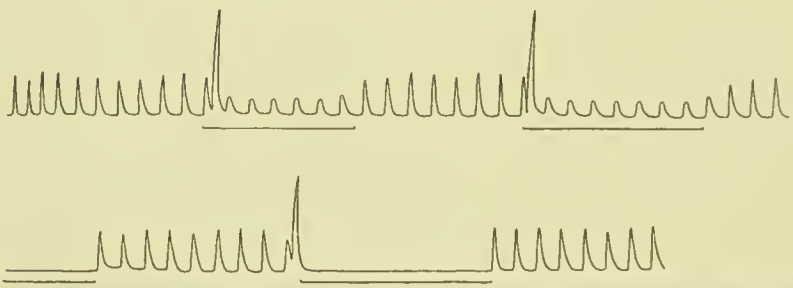


Fig. 52. Die rhythmischen mechanischen Erregungen der Nerven werden für die Dauer der Stromschlüsse weniger wirksam oder unwirksam, weil die Reizstelle im Bereich der Anode liegt.

so daß höhere Zuckungen resultieren, während die anodische Umstimmung eine Verminderung der Zuckungsgröße bewirkt, die bis zum Verschwinden gehen kann. Ist die anodische Umstimmung sehr stark, so tritt völlige Unerregbarkeit und Leitungsunfähigkeit in ihrem Bereiche auf und dieser Fall ist oben bei den Erregungsversuchen am Nerven zur Beobachtung gekommen, als bei starken aufsteigenden Strömen die Schließungserregung in Wegfall kam. Da derselbe Strom in absteigender Richtung, d. h. mit der Kathode nahe dem Muskel sehr wirksam war, so ist zu schließen, daß die auch bei aufsteigender Stromrichtung

an der Kathode entstehende Erregung nur deshalb nicht sichtbar wird, weil sie nicht durch die zwischenliegende Anode zu dem Muskel gelangen kann. Bei Öffnung des Stromes schlagen die Veränderungen in das Gegenteil um: Die vorher kathodische Strecke zeigt verminderte Erregbarkeit; daher das Verschwinden der Öffnungserregung bei absteigenden Strömen. Übrigens erfährt bei stärkeren Strömen die Gegend der Kathode noch während des Stromschlusses eine Herabsetzung ihrer Erregbarkeit (depressive Kathodenwirkung, Werigo, Nervenreizung durch Kettenströme, Berlin 1891).

Die Umstimmung, welche der Nerv durch den konstanten Strom erleidet, beschränkt sich nicht auf die Strecke, die zwischen den zuleitenden Elektroden liegt, sondern ist in der ganzen Länge des Nerven nachweisbar, wenn auch um so schwächer, je entfernter von den Elektroden. Sie wird hervorgerufen durch eine eigentümliche Ausbreitung des Stromes in dem Nerven, die durch den Übergangswiderstand zwischen Kern und Hülle bedingt ist. Der ganze Nerv zerfällt sozusagen in eine anodische Hälfte mit einsteigenden und in eine kathodische Hälfte mit aussteigenden Stromfäden. Hiervon kann man sich überzeugen, indem man an irgend eine extrapolare Strecke einen leitenden Bogen anlegt in den ein Galvanometer eingeschaltet ist; man findet dann stets die abgeleitete Nervenstrecke von einem Strome durchflossen, dessen Richtung mit der des zugeleiteten Stromes übereinstimmt. Die gleichen Ausbreitungserscheinungen lassen sich an künstlich hergestellten Leitern ähnlicher Struktur, sog. Kernleitern, beobachten. Man bezeichnet die Ausbreitung des Stromes und die damit zusammenhängenden Umstimmungen als Elektrotonus.

B. Erregung durch Stromstöße.

Weit sicherer lassen sich einfache Zuckungen durch Stromstöße auslösen, die zumeist mit Hilfe des Induktionsapparates hergestellt werden. Wird in der primären oder induzierenden Spirale desselben der Strom geschlossen, so entsteht in der sekundären oder induzierten Spirale der Schließungsschlag, der nur solange dauert, als in dem primären Kreise der Strom ansteigt und dessen Spannung in jedem Augenblicke der Steilheit des induzierenden Stromes proportional ist. Bei der Öffnung des primären Kreises entsteht in der sekundären Spirale der Öffnungsschlag, dessen zeitlicher Ablauf durch die gleiche Abhängigkeit bestimmt wird. Beide Schläge transportieren gleiche Elektrizitätsmengen aber in entgegengesetzter Richtung; sie unterscheiden sich ferner durch ihre Dauer, indem der Öffnungsschlag kürzer ist als der Schließungsschlag. Dies rührt davon her, daß infolge der Selbstinduktion das Absinken des induzierenden Stroms auf den Wert Null rascher geschieht als der Anstieg von Null auf den vollen Wert. Infolge

seines rascheren Ablaufes ist der Öffnungsschlag physiologisch wirksamer. Beide Schläge sind aber vollständige Stromstöße, d. h. sie bestehen aus einem Ast zunehmender und einem sich unmittelbar anschließenden Ast abnehmender Intensität, enthalten also im Sinne der Reizversuche mit konstantem Strom sowohl einen Schließungs- wie einen Öffnungsvorgang. Da, wie oben gezeigt wurde, ersterer leichter erregt als letzterer, so wirken beide Schläge im allgemeinen nur durch ihren ansteigenden Teil. Es würde daher unrichtig sein die durch einen Öffnungsschlag gesetzte Erregung als eine Öffnungszuckung zu bezeichnen. Die allgemeinen Regeln für die Wirksamkeit von Stromstößen sind kürzlich von Gildemeister sehr übersichtlich zusammengefaßt worden (1910, A. g. P. **131**, 199).

Elektrische Erregung menschlicher Muskeln und Nerven. Die erregenden und umstimmenden Wirkungen des konstanten Stromes lassen sich auch an den Muskeln und Nerven des Menschen nachweisen und werden teils zu diagnostischen teils zu therapeutischen Zwecken benutzt. Die Methoden sind indessen etwas abweichende und daher auch die Resultate scheinbar nicht überall übereinstimmend mit den an isolierten Geweben gewonnenen. Da die Wirkung des Stromes eine polare und an den beiden Polen eine verschiedene ist, so sucht man bei der ärztlichen Anwendung die nicht gewünschte Wirkung abzuschwächen bzw. ganz aufzuheben. Dies ist möglich, weil die Wirkung, wie bereits oben erwähnt, nicht von der Stromstärke, sondern von der Dichte abhängt. Macht man die Stromdichte an dem einen Pole klein, so kann man dort die physiologischen Wirkungen zum Verschwinden bringen. Man wählt daher die Elektrode, deren Wirkung nicht gewünscht wird, möglichst großflächig und setzt sie entfernt von dem Körperteil auf, dessen Erregung oder Umstimmung beabsichtigt ist. Man nennt diese Elektrode die indifferente. Die wirksame oder differente Elektrode wird dagegen kleinflächig gewählt und möglichst nahe an den Körperteil herangebracht, auf dessen Erregung oder Umstimmung es abgesehen ist. Handelt es sich um Erregungen, so macht man die differente Elektrode zur Kathode und bestimmt mit Hilfe eines Milliampermeters die Stromstärke, bei welcher der erste Erfolg sichtbar wird. Derselbe besteht in einer schwachen und flüchtigen Erregung (Zuckung oder sehr kurzer Tetanus) des getroffenen Muskels bei der Schließung des Stromes. Sie wird als Kathoden-Schließungs-Zuckung (KSZ) bezeichnet und durch die Stromstärke näher bestimmt. Macht man dann die differente Elektrode zur Anode, so sollte man aus Analogie mit den Erscheinungen am ausgeschnittenen Froschpräparat erst bei relativ starken Strömen und nur bei der Öffnung einen Reizerfolg erwarten. Es zeigt sich dagegen unter normalen Bedingungen regelmäßig, daß bei Stromstärken, die nur wenig größer sind, als die zur Kathoden-

Schließungs-Zuckung ausreichenden, bereits eine Schließungserregung eintritt, die als Anoden-Schließungs-Zuckung (ASZ) zu bezeichnen ist.

Die Abweichung von der oben für das Froschpräparat aufgestellten Regel ist nur eine scheinbare, bedingt durch den Umstand, daß es nicht möglich ist den zu erregenden Teil von seiner Umgebung zu isolieren, er vielmehr innerhalb des Körpers, eingehüllt von anderen leitenden Geweben, vom Strom durchflossen wird. Macht man die differente Elektrode zur Anode, so tritt der positive Strom nach allen Seiten sich ausbreitend durch die Haut in den Muskel. Die Gesamtheit der Eintrittsstellen ist als die Anode des Stroms für den fraglichen Muskel oder kurz als die physiologische Anode zu betrachten. Die ganze übrige Oberfläche des Muskels ist Austrittsfläche oder physiologische Kathode, durch die der Strom in die benachbarten Gewebe eindringt. Was für den ganzen Muskel gilt, kann auch von seinen einzelnen Fasern gesagt werden. Überall finden sich neben den Eintrittsstellen des Stromes in die Fasern (den physiologischen Anoden) auch wieder Austrittsstellen des Stromes (physiologische Kathoden) vor, die bei der Schließung des einsteigenden Stromes wirksam werden. Der Erregungserfolg, der als Anodenschließungszuckung bezeichnet wird, ist also in Wirklichkeit nichts anderes als eine Kathodenschließungs-Zuckung, deren physiologische Kathoden nur nicht so nahe an der indifferenten Elektrode und folglich im Bereiche einer etwas geringeren Stromdichte liegen als bei aussteigendem Strom. Damit ist die zu diesem Erfolge nötige etwas größere Stromintensität erklärt. Daß bei höheren Stromstärken auch Schließungstetani und Öffnungserregungen auftreten, sei hier nur nebenbei erwähnt.

Elektromotorische Erscheinungen an Nerven und Muskeln.

Die elektromotorische Wirksamkeit von Nerven und Muskeln ist gering oder fehlend, solange sie unverletzt und ruhend sind. Bei partieller Schädigung, sowie bei der Erregung findet man dagegen gesetzmäßig verteilte Spannungsunterschiede bzw. Ströme, deren Untersuchung von großer theoretischer und praktischer Bedeutung ist. (Vgl. Hermann, 1879, Handb. 1, I, 192; 2, I, 144.)

Die infolge Schädigung eines Gewebes auftretenden Ströme, die Demarkations- oder Verletzungsströme, finden sich in weiter Verbreitung, nicht nur bei tierischen, sondern auch bei pflanzlichen Geweben und man darf mit Bestimmtheit erwarten, daß jede Zelle imstande ist, solche Ströme zu entwickeln. Daß dieselben an Nerven und Muskeln am leichtesten nachweisbar und am eingehendsten untersucht sind, rührt nur davon her, daß diese Organe aus gleichsinnig geordneten Elementargebilden von makroskopischer Länge be-

stehen, so daß sich die elektrischen Ungleichartigkeiten innerhalb eines solchen oder in einem Bündel derselben verfolgen lassen. Die Ursache dieser Ströme ist höchst wahrscheinlich in der Ausgleichung von Konzentrationsunterschieden zu suchen. Es ist schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Konzentration der Salze bzw. ihrer Ionen innerhalb und außerhalb der Zellen eine ganz verschiedene ist. Solange die Zellen ihre osmotischen Eigenschaften ungeschmälert besitzen, kann ein Ausgleich nicht stattfinden. Geschädigte Zellen tauschen aber ihre Salze allmählich mit denen der Umgebung aus, was mit dem Auftreten von Konzentrationsströmen verbunden sein muß. Neben der ungleichen Konzentration der Elektrolyte spielt wahrscheinlich auch die Verschiedenheit der Lösungsmittel eine Rolle.

Bei manchen Geweben ist es nicht möglich, sie zur Untersuchung unverletzt aus dem Körper zu entfernen. Nerven können z. B. nur abgetrennt von ihren Ganglienzellen und ihrer Äste beraubt aus dem Körper entfernt werden. Sie zeigen daher stets solche Verletzungsströme. Dagegen gelingt es bei sorgfältiger Präparation Muskeln völlig unverletzt zu isolieren und es zeigen sich dann bei beliebiger Anlegung der ableitenden Elektroden entweder keine oder äußerst schwache Spannungsdifferenzen. Einen solchen Muskel kann man nun jederzeit in einen elektromotorisch kräftig wirkenden verwandeln, wenn man ihn an einer Stelle quetscht, durchschneidet, über 50 ° erhitzt oder anätzt. Alle diese Verletzungen dürfen nur partiell ausgeführt werden. Denn wird der ganze Muskel abgetötet, z. B. durch Behandlung mit heißem Wasser oder durch chemische Mittel, so läßt sich eine elektromotorische Wirksamkeit nicht mehr nachweisen.

Der Demarkations- oder Verletzungsstrom beruht demnach auf einem Gegensatz zwischen normaler und veränderter Muskelsubstanz und zwar ist die Oberfläche des normalen Teils positiv gegen die des abgetöteten oder doch geschädigten Teils. Verbindet man beide durch einen leitenden Bogen, so geht ein Strom von dem unverletzten zum verletzten Teil, im Gewebe natürlich in umgekehrter Richtung. Es bedarf nicht der Erwähnung, daß die Entwicklung des Stromes nicht von der Anlegung eines Leiters abhängig ist; die Gewebe sind ja überall mit leitenden Flüssigkeiten durchtränkt, die wie ein Kurzschluß wirken. Die Verletzungsströme sind andauernd, wenn auch mit veränderlicher Intensität. Unmittelbar nach dem Eintritt der Verletzung ist der Strom noch nicht in voller Stärke entwickelt, bildet sich jedoch rasch aus, um dann allmählich wieder abzunehmen (vgl. Garten, 1904, A. g. P. 105, 291); doch kann es beim Muskel Stunden und Tage dauern, bis er erliseht. Beim Nerv geht die E. K. des Verletzungsstromes viel rascher zurück, läßt sich aber durch Anlegen eines frischen Schnittes in ihrer ursprünglichen Größe wieder herstellen.

Infolge der inneren Abgleichung des Verletzungsstroms ist es

nur möglich, einen Teil desselben nach außen abzuleiten und ebenso wird die Messung seiner elektromotorischen Kraft niemals den vollen Wert derselben ergeben können, sondern nur jene Spannungsdifferenz die zwischen den zur Ableitung gewählten Punkten des inneren Leiterkreises besteht. Unter günstigsten Umständen ist die Spannung gleich 0,075 Volt gefunden worden. Vgl. du Bois-Reymond, A. f. A. u. P., 1867, 431. Nach Samojloff ist die wahre Spannungsdifferenz ungefähr 0,1 Volt (1899, A. g. P. 78, 38).

Die zweite Veranlassung zum Auftreten elektrischer Ströme in lebenden Geweben ist deren Erregung. Die Oberfläche des unerregten Teiles zeigt positive Spannung, die des erregten Teils negative, welche Spannungsdifferenz wieder zu Strömen Anlaß gibt, die in der leitenden Gewebsflüssigkeit, ev. in angelegten Leitern auftreten. Diese Ströme sind außerhalb des Gewebes von dem unerregten gegen den erregten Teil, im Inneren entgegengesetzt gerichtet. Man nennt diese Ströme Erregungs- oder Aktionsströme. Ihre Existenz ist ein Ausdruck der Tatsache, daß eine Muskel- oder Nervenfaser nicht mit allen Teilen gleichzeitig in die Erregung eintritt, sondern von ihr wie von einer Welle durchlaufen wird. Legt man zwei Elektroden a und b derart an das unverletzte Gewebe an, daß a den zuerst von der Erregung ergriffenen Teil berührt, so nimmt man zuerst einen kurzdauernden Strom wahr, der im abgeleiteten Kreise von b nach a fließt. Kurze Zeit darauf gelangt die Erregung auch an die zweite Elektrode und da nun beide sich in gleichem Zustand befinden, hört die eben beobachtete Spannungsdifferenz wieder auf. Schließlich wird aber die Stelle bei a früher aus der Erregung heraustreten und so wird im abgeleiteten Kreise ein Strom nachweisbar werden, der von a nach b gerichtet ist. Diese, durch eine kurze stromlose Pause getrennten, entgegengesetzt gerichteten Stromstöße werden als die beiden Phasen des Aktionsstroms unverletzter Gewebe bezeichnet.

Ist der an der Elektrode b liegende Teil des Gewebes abgetötet, so ist ein Verletzungsstrom vorhanden, der im abgeleiteten Bogen von a nach b gerichtet ist. Außerdem kann dieser Teil nicht mehr in Erregung geraten und die von a ausgehende Erregung erlischt, bevor sie b erreicht. Die Folge ist, daß die Erregung sich elektrisch nur noch durch eine einzige Phase ausdrückt, bestehend in einer Schwächung des Verletzungsstromes in der Zeit, während welcher die Erregung unter der Elektrode a hindurchgeht. Diese vorübergehende Schwächung des Verletzungsstromes wird als „negative Schwankung“ bezeichnet.

Während früher zur Zeit der langsam schwingenden Galvanometer die Beobachtung der Aktionsströme nur möglich war, unter Anwendung besonderer Repetitionsverfahren und gehäufter Reize, sind seit Einführung des Kapillarelektrometers und insbesondere des überaus rasch reagierenden Saitengalvanometers von Einthoven (s. o. S. 54)

in die physiologische Technik die Aktionsströme einzelner Erregungen bequem beobachtbar geworden. Auf diesem Wege ist das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nervenfasern (E. du Bois-Reymond, Unters. 2, 587), die Diskontinuität und Rhythmik des künstlich, willkürlich und automatisch erregten Tetanus (Buchanan, 1901, J. of P. 27, 95; Piper, 1908, Z. f. B. 50, 393; Dittler, 1909, A. g. P. 130, 400), die Leitungsgeschwindigkeit in menschlichen Nerven und Muskeln (Piper, 1909, ebenda 127, 474, Z. f. B. 52, 41) und vieles andere der Feststellung und Messung zugänglich geworden. Die Bedeutung der Aktionsströme des schlagenden Herzens für die Kenntnis der Tätigkeit dieses Organs ist bereits im dritten Abschnitt S. 55 gewürdigt worden.

Statt des Galvanometers kann man auch den Froschnerv als Indikator für Aktionsströme benützen, indem man ihn an das Gewebe anlegt, dessen elektrische Änderungen beobachtet werden sollen. Er bildet dann einen ableitenden Bogen für die in dem Gewebe entstehenden Ströme und gerät dadurch selbst in Erregung und mit ihm der zugehörige Muskel. Man nennt diese Art der Erregung eines Muskels sekundäre Zuckung bzw. Tetanus. Besonders wirksam ist es den Nerv des sekundären Muskels an den verletzten primären anzulegen und diesen letzteren nun von seinem Nerven aus in tetanische Erregung zu versetzen. Es gerät dann auch der sekundäre Muskel leicht in kräftigen Tetanus und zeigt hierdurch die diskontinuierliche Natur des primären Tetanus an.

Das Auftreten der Aktionsströme im Nerven ist bisher der einzige, allerdings entscheidende Beweis, daß die Leitung der Erregung mit Energieverlust verknüpft ist. Denn da die Aktionsströme sich im Körper überall hin verbreiten und dort chemische Änderungen sowie Erwärmungen herbeiführen, ist jede Erregungswelle des Nerven mit einer Arbeitsleistung verknüpft, die nur auf Kosten seines Energiegehaltes bestritten werden kann.

Die Aktionsströme, von denen bisher die Rede war, stellen geringfügige Leistungen dar gegenüber den elektrischen Entladungen, zu denen gewisse Fische (Raja, Torpedo, Malapterurus, Gymnotus) befähigt sind. Während bei Muskel, Nerv und Drüsenzelle die Erregungsströme gewissermaßen nur ein Nebenprodukt darstellen, bilden sie bei den elektrischen Organen dieser Tiere die wesentliche Leistung. Wie Babuchin und Engelmann gefunden haben (s. Garten, 1899, Leipz. Abh. 25, 253), werden die elektrischen Organe als Muskelfasern angelegt, erfahren aber in der späteren Embryonalentwickelung eine Umbildung, bei der die elektrische Wirksamkeit auf Kosten der Kontraktilität eine gewaltige Ausbildung erfährt. Nach Gotch und Burch (1899, Proc. R. Soc. 65, 434) kann das elektrische Organ von Malapterurus Spannungen bis 200 Volt entwickeln.

Zwölfter Teil.

Die Eigenschaften der Nerven in ihrem natürlichen Verband.

Das Rückenmark.

Die Erfahrung hat gezeigt, daß es Nerven gibt, bei welchen, nach Durchtrennung, die Reizung nur eines der beiden Stümpfe zu einem sichtbaren Erfolge führt. Ist der wirksame Stumpf der distale, so spricht man von einem efferenten, zentrifugalen oder effektorischen Nerven, im anderen Falle von einem afferenten, zentripetalen oder rezeptorischen Nerven. Anthropomorph, aber auch für den Menschen zu eng, sind die Bezeichnungen motorisch und sensibel. Der Unterschied zwischen den beiden Arten wird verwischt, wenn man die Reizung am nicht durchtrennten Nerven vornimmt, weil dieselbe im allgemeinen stets zu einer Bewegung führt, von der erst festzustellen wäre, ob sie auf kurzem Wege oder reflektorisch, d. h. durch Vermittlung des zentralen Nervensystems zustande gekommen ist. Lassen sich von beiden Stümpfen eines durchschnittenen Nerven Erfolge erzielen, so nennt man den Nerven einen gemischten, d. h. zusammengesetzt aus afferenten und efferenten Fasern. Letztere Annahme kann unzutreffend sein bei verzweigten Fasern. So wird z. B. in dem oben S. 241 beschriebenen Versuch von Kühne an dem M. gracilis die Reizung des proximalen Stumpfes eines Zweiges benutzt, um die anderen Zweige der efferenten Stammfaser in Erregung zu versetzen.

Die Mehrzahl der peripheren Nerven sind gemischte. Es gibt aber einen Ort, wo die Scheidung der beiden Fasergattungen eine nahezu vollständige ist: Die Nervenwurzeln des Rückenmarks. Die von Ch. Bell auf Grund anatomischer Untersuchungen ausgesprochene Vermutung, daß die dorsalen Wurzeln die afferenten, die ventralen die efferenten Fasern enthalten, ist von Magendie und namentlich von Joh. Müller

(1844, Handb. 1, 560) experimentell sichergestellt worden. Müller durchschnitt beim Frosch die dorsalen Wurzeln hart am Rückenmark und fand, daß die Reizung der distalen Stümpfe ohne Wirkung war; dagegen gab die Berührung der ventralen Wurzeln die heftigsten Zuckungen in den zugehörigen Muskeln, gleichgültig ob die Wurzeln noch mit dem Rückenmark verbunden oder von ihm abgetrennt waren.

Man kann den Versuch auch in der Weise ausführen, daß man nach Öffnung des Wirbelkanals die dorsalen Wurzeln für die hintere Extremität (VIII, IX, X, Gaupp) auf der einen Seite z. B. links, die ventralen auf der anderen Seite, also rechts, durchtrennt. Ein solches Präparat zeigt folgendes Verhalten:

1. Reizung der Haut des Tieres an irgend einem Orte — mit Ausnahme der Haut des linken Beins — erzeugt Bewegungen, die sich über den ganzen Körper einschließlich des Gliedes mit durchschnittenen Hinterwurzeln erstrecken können.

2. Reizung der Haut des linken Beins ist nicht von Bewegungen gefolgt, es sei denn, daß so starke Reize angewendet werden, daß die unterhalb befindlichen Muskeln oder deren Nerven unmittelbar getroffen werden. Im letzteren Falle beschränken sich die Bewegungen auf das linke Bein.

3. Legt man einen gemischten Nerven des linken Beins frei, durchschneidet und reizt ihn, so erhält man vom distalen Stumpf Bewegungen in dem Gliede, von dem proximalen Stumpfe nichts.

Diese Versuche zeigen, daß nach Durchtrennung der dorsalen Wurzeln zwar ein Überfließen von Erregungen aus dem Rumpf in das Glied (zentrifugal) aber nicht mehr aus dem Gliede in den Rumpf (zentripetal) möglich ist.

Auf der rechten Seite mit durchtrennten ventralen Wurzeln findet man:

1. auf Reizung der Haut des Gliedes Bewegungen im ganzen Körper mit Ausnahme des Gliedes;

2. auf Reizung der Haut an anderen Orten des Körpers keine Bewegungen im Gliede;

3. auf Reizung eines gemischten Nerven des Gliedes sowohl lokale wie ausgebreitete Bewegungserfolge.

Hier ist also die Ausbreitung der Bewegungimpulse vom Rumpf zum Bein gehindert, nicht die entgegengesetzt gerichtete.

Wenn hier gesagt ist, daß die Übertragung von Erregungen nur in einer Richtung stattfindet, so widerspricht dies nicht der früheren Angabe über das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nervenfasern. Denn es handelt sich hier nicht um die Frage, wie eine im Verlauf des

Nerven gesetzte Erregung sich in diesem ausbreitet, sondern wie sie sich überträgt auf jene Gewebselemente, mit denen der Nerv in der Peripherie bzw. im Zentrum in Verbindung steht. Das Ergebnis wird hier nicht nur abhängen von den Eigenschaften des Nerven, sondern auch von dem der anstoßenden Elemente, sowie von der Beschaffenheit der Verbindungsstücke zwischen beiden. Mancherlei Erfahrungen weisen darauf hin, daß im Wirbeltier die Nerveneinheiten oder Neuronen, aus denen sich das System während der embryonalen Entwickelung aufbaut, niemals zu einem gleichartigen Leitungsnetz verschmelzen, sondern zeitlebens eine gewisse funktionelle Selbständigkeit bewahren. Ihre Verbindung untereinander geschieht durch besondere Schaltstücke (Synapsen, Sherrington), die morphologisch vielleicht den „Endfüßchen" Helds (1904, Abhandl. Ges. d. Wiss. Leipzig, 29, 145) oder einer zwischen diesen und der zugehörigen Ganglienzelle eingelagerten Substanz entsprechen. Übrigens ist die Verbindung an den einzelnen Orten von sehr verschiedener Innigkeit.

Als Beispiel einer Zusammenschaltung zweier erregbaren Gewebselemente kann das Nerv-Muskelpräparat dienen. Muskel wie Nerv leiten die Erregung innerhalb ihrer Faser in beiden Richtungen, die Übertragung ist aber nur in der Richtung vom Nerv auf Muskel möglich. Da der Erregungsvorgang im Muskel langsamer verläuft als im Nerv, kann man auch sagen, das rascher reagierende Element übertrage seine Erregung auf das langsamere, nicht aber umgekehrt. Diese Ausdrucksweise würde mit den oben (S. 241) mitgeteilten Beobachtungen Engelmanns über irreziproke Erregungsleitung im ungleich temperierten Muskel in Übereinstimmung stehen. Die Analogie ist natürlich noch keine zutreffende Erklärung, und es ist sehr wohl möglich, daß auch das Schaltstück an der ventilartigen Einseitigkeit der Übertragung beteiligt ist. Für die Abgrenzung der Nerveneinheiten durch Schaltstellen sprechen die sekundären Degenerationen, die sich im allgemeinen streng auf die Ausbreitungsgebiete der geschädigten Nerven beschränken (die Mitleidenschaft des Muskels bei Degeneration seiner Nerven erklärt sich vielleicht aus dem Umstande, daß ihm von anderer Seite keine Erregungen zufließen können.) Ein weiterer Beweis für das Vorhandensein einer besonderen Zwischensubstanz liegt in der Aufhebung des funktionellen Zusammenhangs, die in umkehrbarer Weise eintritt, wenn das leitende System von kalkfreier isotonischer Kochsalzlösung umgeben wird. Dabei verlieren weder Muskelfaser noch Nerv ihre Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit, nur der Zusammenhang zwischen beiden wird gelockert und zur Übertragung der Erregung unfähig gemacht. Der kurareartigen „Lähmung" geht ein Zustand voraus, in welchem einzelne Erregungsanstöße nicht mehr übergeleitet werden können, wohl aber tetanische (ähnlich den Summationserscheinungen des Reflexes).

Locke hat diese merkwürdigen Veränderungen am Nerv-Muskelpräparat festgestellt (1894, Zb. f. P. 8, 166); Overton hat unter gleichen Bedingungen die reversible Lähmung am Rückenmark des Frosches beobachtet (1904, A. g. P. 105, 280). Endlich sind die Schaltstellen vermutlich verantwortlich für die Verzögerung im Fortschreiten der Erregung von einem Nervenelement auf das benachbarte. Zwischen Nerv und Muskel ist die Verzögerung unter normalen Bedingungen ziemlich konstant und zu 3—5σ ($= {}^1/_{1000}$ Sek.) bestimmt worden (Bernstein, A. f. P. 1882, 329). Bei den Reflexen ist die Verzögerung meist eine erhebliche und dazu sehr wechselnde.

Die Reflexzeit.

Zur Messung derselben eignet sich das Verfahren, das oben (S. 238) zur Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit der Erregung im peripheren Nerven benützt wurde, mit der einzigen Änderung, daß man den Reiz auf einen zentripetalen Nerven wirken läßt, der die Erregung durch Vermittlung des Rückenmarks auf den schreibenden Muskel überträgt. Folgendes in Fig. 53 schematisch dargestellte Präparat ist hierzu verwendbar. Man trennt an einem Frosche das Rückenmark durch einen Schnitt von dem Gehirn, ein Eingriff, durch den die Reflexe an Sicherheit und Regelmäßigkeit gewinnen (s. u.). Hierauf wird der Ischiadikus am Oberschenkel freigelegt, seine beiden Äste in der Kniekehle durchschnitten, aus der Wunde hervorgeholt und über ein Paar Nadelelektroden gelegt. Die Sehne des M. triceps femoris wird von den benachbarten Muskeln getrennt und durch einen Faden mit dem Schreibhebel verbunden. Werden nun die zentralen Stümpfe der durchschnittenen Nerven gereizt, so erhält man eine reflektierte Zuckung im Trizeps, deren zeitlicher Abstand von dem Reizmoment (Latenzzeit, hier besser als Reflexzeit zu bezeichnen) in bekannter Weise bestimmt wird.

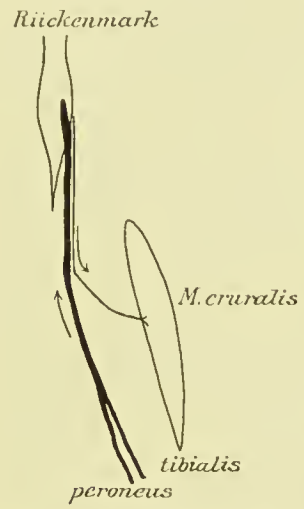


Fig. 53. Schema für den Reflexversuch am Frosch. Auf Reizung der proximalen Stümpfe der Nn. peroneus und tibialis erfolgt Bewegung im M. cruralis.

Der Versuch ergibt folgendes Resultat: Bei Reizung mit Einzelschlägen (Rollenabstand 0) findet sich eine Reflexzeit von 0,09 sek, bei Reizung mit 250—500 mal schwächeren tetanisierenden Strömen (Rollenabstand 20—25 cm) dagegen 0,16—0,3 sek. In einem anderen Versuche dieser Art ergab die Einzelreizung mit Rollenabstand 0 keinen

Reflex, während bei Reizung mit Wechselströmen von 250fach geringerer Intensität (Rollenabstand 20 cm) in 0,14 sek nach Beginn der Reizung die reflektierte Bewegung eintrat.

Betrachtet man nur die erste Reflexzeit von 0,09 sek, so entfällt auf die etwa 10 cm lange Nervenstrecke von der Reizstelle am zentralen Stumpf des durchschnittenen Ischiadikus kurz oberhalb der Kniekehle bis zum Rückenmark und von dort wieder zurück zum Trizeps — als Leitungsgeschwindigkeit 25 m/sek angenommen — die Zeit von 0,004 sek. Rechnet man eine Zeit von 0,01 hinzu für die Latenzzeit des Muskels mit Einschluß der Nervenenden, so erhält man 0,014 als Summe der voraussichtlich in der Peripherie verbrauchten Zeiten. Es bleiben somit noch 0,076 sek für den Übertritt der Erregung von den afferenten auf die efferenten Bahnen übrig.

Für die Verzögerung können die Zellen des Spinalganglions kaum verantwortlich gemacht werden, weil nach den Beobachtungen von Bethe (1898, Biol. Zb. 18, 843) und Steinach (1899, A. g. P. 78, 291) die Erregung gar nicht nötig hat, in den Zellkörper einzudringen, indem sie wahrscheinlich innerhalb des T-förmigen Fortsatzes von dem distalen auf den proximalen Schenkel übergeht.

Es bleibt somit als wahrscheinlicher Grund für die auffällige Verlängerung der Reflexzeit eine Erschwerung des Übertritts der Erregung von der dorsalen auf die ventrale Rückenmarkshälfte. Nimmt man die Entfernung der beiden Wurzeln beim Frosche zu 1 mm an, so entfällt auf diese kurze Strecke eine Zeit von 0,076 sek und eine Leitungsgeschwindigkeit von 15 mm/sek, d. h. eine Geschwindigkeit, welche ungefähr tausendmal kleiner ist, als die im Nerven. Sicherlich ist aber die Strecke, in welcher die Verzögerung stattfindet, noch wesentlich kürzer, da die Wurzelfasern bezw. deren Kollateralen sich bis in die graue Substanz des Rückenmarks verfolgen lassen. Man darf voraussetzen, daß überall dort, wo die Erregung dem Wege einer Fibrille folgt, die Leitungsgeschwindigkeit annähernd konstant bleibt. (Man vgl. hierzu Engelmann, A. f. P. 1901, 10). Dann würde die ganze Verzögerung auf das Schaltstück zwischen dem Ende des zentripetalen und dem Anfang des zentrifugalen Neurons zu beziehen sein. Es wird daher zweckmäßig sein innerhalb der Reflexzeit, d. h. der Zeit zwischen dem Moment des Reizes und dem Eintritt der reflektierten Bewegung, zu unterscheiden eine Leitungszeit, die zur Leitung der Erregung in den markhaltigen und marklosen Bahnen der Nerven des Reflexbogens verbraucht wird, und eine Übertragungszeit für den Übertritt der Erregung von dem zentripetalen Neuron auf das zentrifugale.

Nach den Ergebnissen des Versuches kann es nicht zweifelhaft sein, daß es sich bei diesem Übertritt nicht um einen gewöhnlichen Leitungs-

vorgang, sondern um einen Prozeß besonderer Art handelt. Darauf deutet besonders die Beobachtung, daß eine Reihe von Reizen, von denen jeder einzelne ganz unwirksam ist, doch einen Erfolg herbeiführen kann, der allerdings später eintritt als bei Anwendung eines einzigen sehr starken Reizes. Es muß also der an sich unwirksame Einzelreiz eine Veränderung im Rückenmark zurücklassen, die, von weiteren derartigen Einwirkungen unterstützt, schließlich eine Erregung in den zentrifugalen Bahnen hervorruft. Man bezeichnet den Vorgang der Aufstapelung von im einzelnen unwirksamen Reizen als Summation. Wie die Versuche von Stirling und Ward (1874, Leipz. Ber. 26, 372; A. f. P. 1880, 72) gezeigt haben, findet dieselbe selbst dann noch statt, wenn die einzelnen Reize durch Pausen von einer Sekunde voneinander getrennt sind.

Bezüglich der Reflexzeit sind noch folgende Abhängigkeiten nachgewiesen:

Die Reizstärke hat einen sehr erheblichen Einfluß. Mit wachsendem Reiz nimmt die Reflexzeit ab. Dies gilt nicht nur für den Fall der Summation, sondern auch für wirksame Einzelreize.

Von großer Bedeutung für die Reflexzeit ist die Wahl der zentripetalen Bahn. So zeigte Exner (1874, A. g. P. 8, 526), daß der Blinzelreflex durch einen optischen Reiz hervorgerufen, eine Reflexzeit von 0,217 sek, bei taktiler Auslösung dagegen von 0,058 bzw. 0,066 sek besitzt, je nach der Stärke des Reizes. Analoge Verhältnisse fand Lombard (1887, Amerie. Journ. of med. Se.) für die als Kniereflex bekannte Streckbewegung des Beines. Bei der gewöhnlichen Auslösung durch Schlag auf das Ligamentum patellae war die Reflexzeit 0,07 sek bei Auslösung durch elektrische Reizung der Haut über dem Knie, also Reizung der Schmerznerven, 0,25 sek. Gegenüber diesen Erfahrungen muß man entweder annehmen, daß die Endigungen der zentripetalen Neuronen an verschiedenen Punkten der fraglichen Vorderhornzellen angreifen und daher zur Übertragung der Erregung ungleich befähigt sind, oder daß der Reflexbogen in beiden Fällen aus einer verschiedenen Zahl von Neuronen zusammengesetzt ist, und zwar aus einer um so größeren, je länger die Reflexzeit ist. Letztere Annahme ist die wahrscheinlichere.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei den Reaktionen, worunter man die Beantwortung von Sinnesempfindungen durch verabredete Bewegungen versteht. So braucht eine Handbewegung auf Lichtreiz stets längere Zeit als auf Schall- oder Druckreiz; man kann für erstere durchschnittlich eine Dauer von 0,2—0,3 sek, für letztere 0,1—0,2 sek annehmen. Verstärkung des Reizes hat einen verkürzenden Einfluß wie bei den Reflexen, doch nur in geringem Grade. Maschinenmäßig

oder gedankenlos ausgeführte Reaktionen nähern sieh dem Charakter von Reflexen und zeigen dann aueh eine kürzere Reaktionszeit(muskuläre Reaktion) als wie bei vollständigem oder unverkürztem Ablauf (sensorielle Reaktion). Dem Untersehiede zwisehen diesen beiden Formen ist oben dadureh Reehnung getragen, daß als Durehsehnittswerte für die Dauer der Reaktion je zwei Zahlen angegeben sind. Vgl. Külpe, 1893, Grundriß der Psyehologie, Leipzig, S. 421.

Charakter der Reflexbewegungen.

Wird das Rüekenmark vom Gehirn abgetrennt, wie es in dem oben am Froseh ausgeführten Versuehe gesehehen ist, so geraten seine efferenten Nerven nur dann in Tätigkeit, wenn auf dem Wege der afferenten Nerven Erregungen in das Mark gelangen. Dies heißt, daß alle vom isolierten Rüekenmarke ausgehenden Bewegungen reflektoriseher Natur sind. Eine Erregung durch innere oder ehemisehe Reize ist für die aus dem Rüekenmark entspringenden Nerven der Skelettmuskulatur bisher nieht naehgewiesen. Der spinale oder Rüekenmarksfroseh nimmt nieht die hoekende Stellung ein, sondern liegt flaeh auf dem Baueh und verharrt in dieser Lage, solange Erregungen von ihm ferngehalten werden. Sind seine dorsalen Wurzeln durehgesehnitten, so sind aueh äußere Reize unwirksam, sofern sie nieht die proximalen Stümpfe der durehsehnittenen Wurzeln treffen (H. E. Hering, 1893, A. g. P. 54, 614).

Dureh den Reflex wird eine Anzahl von Muskeln in geordneter Weise gleiehzeitig oder hintereinander in Erregung gesetzt zur Ausführung einer bestimmten den Zweeken des Organismus angepaßten Bewegung. Der Erfolg wird dadurch gesiehert, daß mit der Erregung der die Bewegung einleitenden Muskeln (der Protagonisten) die Hemmung der gegenwirkenden (der Antagonisten) verbunden wird. Erregung und Hemmung, Zusammenziehung und Ersehlaffung von Muskeln sind die beiden zusammengehörigen Seiten eines jeden Reflexes. Dies kann in versehiedener Weise naehgewiesen werden. Im spinalen Tier führt die Reizung der Zehen eines Hinterbeines mit versehiedenen, namentlieh sehädigenden (sog. sehmerzhaften) Reizen zu einer Beugebewegung in diesem Bein und häufig auch zu einer Streekbewegung in dem gegenüberliegenden. Mit der Zusammenziehung der Beuger auf der gereizten Seite ist eine Hemmung der Streeker, mit der Zusammenziehung der Streeker des anderen Beins eine Hemmung der Beuger verbunden (Sherrington, 1906, Integrative Aetion of the Nervous System, London, p. 63). Der Naehweis der Erschlaffung in den antagonistisehen Muskeln setzt natürlieh voraus, daß sieh dieselben zur Zeit des Versuchs in Zusammenziehung befinden, was durch eine voraus-

gehende Reizung des anderen Beines erreicht werden kann. Vgl. Fig. 54 und 55.

Die Hemmung ist nicht ein peripherer, sondern ein zentraler Vorgang. Efferente Nerven, welche die Skelett-Muskeln erschlaffen, haben bisher nicht nachgewiesen werden können. Die Wirksamkeit des zum gehemmten Muskel gehenden efferenten Nerven ist nicht verändert

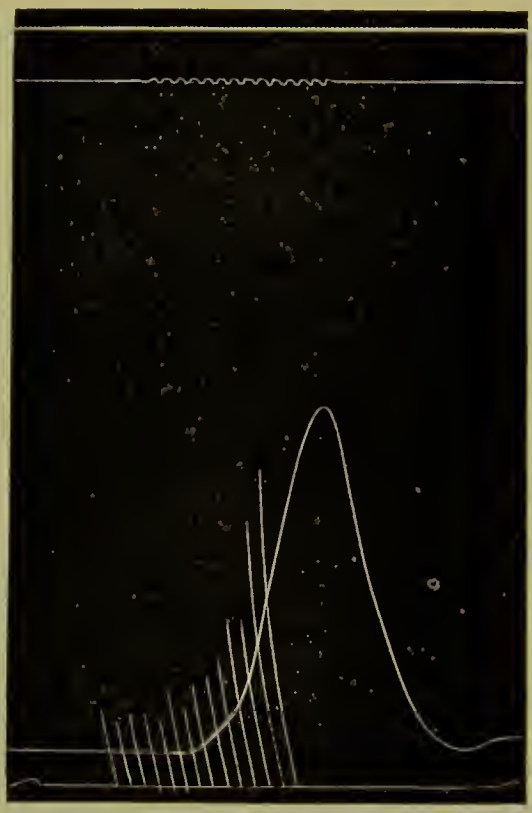


Fig. 54. Zusammenziehung des Beugemuskels im Beugereflex hervorgerufen durch rhythmische Reizung eines afferenten Nerven (saphenus internus). Die Zahl und Folge der Reize ist an den Zacken der 2. Linie von oben zu erkennen, außerdem durch die Bogenlinien, welche die Kurve schneiden. Zeit in 0,01 sek. oben, in sek. unten. Sherrington Int. Act. p. 94.

(Verworn, Arch. f. P., 1900, Suppl. 105). Es scheint, daß nur eine Einwirkung auf die im Vorderhorn liegende Ganglienzelle bzw. auf ihre Synapsen stattfindet, wodurch sie für die von anderwärts kommenden Erregungen weniger zugänglich wird.

Ebenso wie eine gegebene Erregung durch einen Hemmungsimpuls überwunden werden kann, so auch eine gegebene Hemmung durch einen genügend kräftigen Erregungsanstoß. Es findet mit anderen

Worten eine Konkurrenz der Reflexe um die zur Verfügung stehenden efferenten Bahnen statt. Dieselbe ist dadurch bedingt, daß die Zahl der Reflextypen beschränkt ist gegenüber den vielen Orten, von denen eine Auslösung stattfinden kann. Der efferente Nerv stellt nach einem Ausdruck Sherringtons (1905, E. d. P. 4, 797) die gemeinschaftliche Endstrecke für eine große Zahl von Reflexbögen dar. Wenn trotz dieser

Fig. 55. Erschlaffung (Hemmung) des Streckmuskels im Beugereflex. Die Kurve ist wie Fig. 54 zu lesen. Sherrington Int. Act. p. 95.

Konkurrenz die Innervation der Muskeln des spinalen Tieres niemals in ungeordneter, sich widerstreitender Weise geschieht, so liegt dies in der von Sherrington festgestellten Tatsache (Int. Act. p. 114 ff.), daß bei gleichzeitiger Wirkung zweier oder mehrerer Reize die zugehörigen Reflexe interferieren, entweder im fördernden Sinne (Bahnung, Exner Psychische Erscheinungen, Wien 1894, S. 76), wenn sie auf gleiche oder ähnliche Muskelgruppen Einfluß nehmen (verbündete Reflexe, Sherrington) oder im hemmenden Sinne, wenn sie auf antagonistische

Muskeln wirken (antagonistische Reflexe). Der letztere Fall braucht nicht zur völligen Unterdrückung jeder Bewegung zu führen; eine der in Widerstreit stehenden Bewegungen kann geschwächt, verkürzt oder verspätet zur Ausführung kommen oder abwechselnd mit den konkurrierenden in Erscheinung treten. Was geschieht, hängt von der Stärke, der Dauer, dem Orte und der Qualität der gesetzten Reize ab. Niemals ist aber die gemeinschaftliche Strecke für zwei widerstreitende Reflexe gleichzeitig zugänglich (Sherrington, 1898, Phil. Trans. R. Soc. 190).

An der Auslösung der Reflexe sind nicht nur die afferenten Nerven der Haut und der Sinnesorgane (exterozeptive Bahnen nach Sherrington), sondern in hervorragendem Maße auch die Nerven der inneren Organe beteiligt. Inwieweit dieselben auf die Tätigkeit des Herzens und der Blutgefäße, auf die Atmung und auf die Vorgänge im Verdauungskanal Einfluß nehmen, ist bereits in früheren Abschnitten mitgeteilt worden. Eine große Zahl von afferenten Bahnen gelangt aus den Bewegungsorganen (Muskeln, Sehnen, Faszien, Periost) zum Rückenmark (propriozeptive Bahnen nach Sherrington, Int. Act. 130) und ruft Reflexe besonderer Art hervor.

Die eine Art dieser Reflexe wird als Tonus beschrieben. Man versteht darunter gleichmäßig andauernde, schwache Zusammenziehungen hauptsächlich der Streckmuskulatur der Beine, die durch afferente Erregungen aus eben diesen Muskeln unterhalten werden. Sherrington weist darauf hin, daß an dem Tonus im wesentlichen jene Muskeln beteiligt sind, welche bei der normalen Körperhaltung der Schwere Widerstand zu leisten haben. Die Stärke der tonischen Innervation ist in hohem Maße abhängig von bahnenden und hemmenden Einflüssen aus anderen, insbesondere höher liegenden Teilen des Zentralnervensystems. In der auf eine Rückenmarkdurchschneidung folgenden Periode des „Shock" ist sie sehr schwach oder fehlend, nach Abtragung der Großhirnhemisphären dagegen so stark, daß man von einem „Spasmus" spricht (Sherrington, 1898, J. of P. 22, 319). Über die tonische Innervation bei der Taube vgl. man W. Trendelenburg, Arch. f. P. 1908, Suppl. 201.

Eine zweite Art von Reflexen, die dem propriozeptiven System eigentümlich ist, bilden die sog. Sehnenreflexe, von welchen der Kniereflex oder Kniestoß der bekannteste ist. Sie zeichnen sich durch sehr kurze Dauer (die Bewegung besteht anscheinend nur aus einer einzigen Zuckung) und durch eine Latenzzeit von solcher Kürze, daß ihr Charakter als Reflex zurzeit zum Teil noch angezweifelt wird. Sie sind ferner genau so wie die tonischen Reflexe in ihrer Stärke sehr abhängig von den Einflüssen, die von den übrigen Teilen des Nervensystems fördernd oder hemmend auf sie ausgeübt werden. Verwandt

mit dieser Gruppe ist auch der von Sherrington untersuchte Streckstoß (Extensor thrust) des Beins (1905, Proc. R. S. 76, 161 u. 269), der durch leichten Druck auf die Fußsohle ausgelöst wird.

Viele Reflexe zeichnen sich durch die alternierende Innervation antagonistischer Muskelgruppen aus. Dahin gehören unter anderen die Schreit- und Gangbewegungen des spinalen Tieres, der Kratzreflex, der von einem den Rücken und die Flanken des Hundes einnehmenden sattelförmigen Felde auslösbar ist und in der bekannten rhythmischen Bewegung eines Hinterbeins (der gereizten Seite) besteht. Diese und andere rhythmische Reflexe lassen sich durch gleichmäßig andauernde Reize hervorrufen (Sherrington, 1910, J. of P. 40, 28). Die Gründe für die abwechselnde Tätigkeit der antagonistischen Muskeln liegen in der verminderten Anspruchsfähigkeit (refraktäre Periode), welche der Erregung eines Neurons stets nachfolgt, während das gleichzeitig gehemmte hinterher erhöhte Erregbarkeit besitzt (Sherrington „central rebound" a. a. O.), vor allem aber in der Erregung propriozeptiver Bahnen durch die Bewegung selbst. Ist z. B. die erste Bewegung eine Beugung gewesen, so werden hierbei die gehemmten Strecker passiv gedehnt, was dann reflektorisch zu einer Innervation der Strecker unter gleichzeitiger Hemmung der Beuger führt.

Ausbreitung der Reflexe.

Reflexbewegungen, die sich auf den gereizten Körperabschnitt beschränken, nennt man kurze, weiter ausgreifende lange Reflexe. Es ist eine bekannte Tatsache, daß mit der Stärke des Reizes die Reflexe sich im allgemeinen über eine größere Zahl von Muskeln verbreiten. Die hierbei zu beobachtenden Regeln sind nach Sherrington (1900, Textb. of Physiol. 2, 820) die folgenden:

1. Die afferente Erregung tritt am leichtesten auf efferente Bahnen des gleichen und der benachbarten Segmente über.

2. Auch bei schwächster Reizung einer Wurzel oder selbst nur einer Faser einer Wurzel ist der Reflex plurisegmental, d. h. die efferente Erregung breitet sich über mehr als ein Segment aus.

3. Die aus einer umschriebenen Gegend des Markes entspringenden Bahnen für die Skelettmuskulatur zeigen eine sehr ungleiche Anspruchsfähigkeit gegenüber einer eindringenden Erregung, indem gewisse Bahnen erregt, andere dagegen gehemmt werden. Der Erfolg eines Reflexes ist also ganz verschieden von der Erregung des distalen Stumpfes eines durchschnittenen peripheren Nerven oder einer ventralen Wurzel.

4. Länger dauernde Reflexe ergreifen in der Regel abwechselnd antagonistische Muskeln.

5. Gleichzeitige reflektorische Erregung ist nur möglich für synergische, nicht für antergische Muskeln.

6. Die innerhalb eines Markabschnittes auslösbaren Reflexe zeigen unter sich große Übereinstimmung trotz der verschiedenen Herkunft der eindringenden Reize. Man kann diesen Satz auch so ausdrücken, daß man sagt: Es gibt große Hautflächen (Reflexfelder), von deren sämtlichen Flächenelementen dieselbe Bewegung, wenn auch in etwas verschiedener Stärke und mit verschieden intensiver Anteilnahme der einzelnen zugehörigen Muskeln ausgelöst werden kann. Diese Felder haben gewisse Brennpunkte, von denen der fragliche Reflex besonders

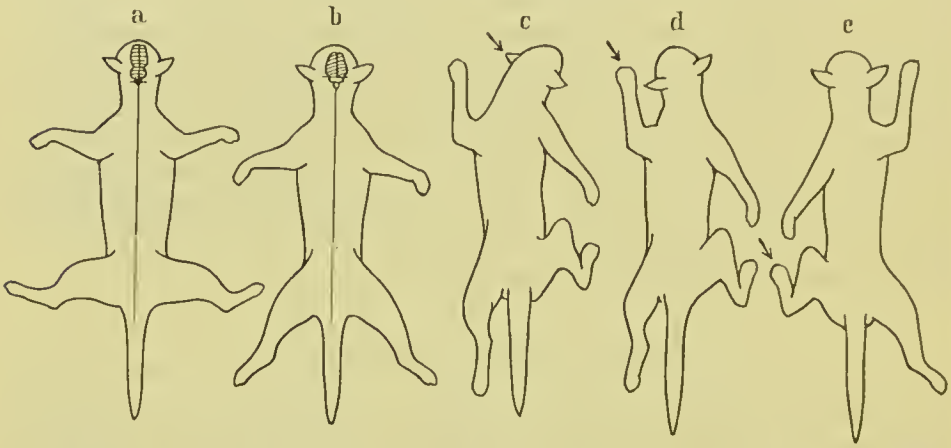


Fig. 56. a) Stellung der Glieder nach Abtrennung des Gehirns vom Rückenmark durch einen Schnitt in der Höhe des Calamus scriptorius.
b) Spasmus der Streckmuskeln (Enthirnungsstarre) nach Durchtrennung des Gehirns in der Höhe des Thalamus.
c) d) e) Reflexstellungen nach Reizung der mit Pfeilen bezeichneten Orte. Sherrington Int. Act. p. 164.

leicht ausgelöst werden kann (die Enden der Extremitäten, die Umgebung von Auge, Nase, Ohr und Mund, die Gegend des Afters, der Harn- und Geschlechtsöffnungen).

Die genannten Orte sind zugleich diejenigen, von welchen vorwiegend die langen Reflexe ausgehen, d. h. die über den gereizten Körperabschnitt hinausgreifenden. Die Art, wie die Ausbreitung geschieht, wird vielleicht am besten illustriert durch die vorstehende Fig. 56. Sie gibt die Stellungen an, die das rhombenzephale Säugetier (Durchschneidung des Gehirns in der Höhe des Mesenzephalons = Hirnschenkel und Vierhügel) einnimmt, wenn die mit dem Pfeil bezeichneten Orte gereizt werden (Sherrington, Int. Act. 164 u. 165). Man bemerkt, daß es die gekreuzten Gliedmaßen sind, welche übereinstimmende Stel-

lungen einnehmen, während die homolateralen und die symmetrischen in entgegengesetzter Weise innerviert werden. Die ungleiche Verteilung der Erregungen und Hemmungen hängt zweifellos mit den Lokomotionsbewegungen zusammen. Die Figur muß ergänzt werden durch die Angabe, daß die einzelnen Körperabschnitte ungleich leicht in die Bewegungen einbezogen werden. Die mit der Stärke des Reizes wachsende Ausbreitung geschieht in einer bestimmten für jeden Reizort eigentümlichen Reihenfolge und im allgemeinen leichter von vorne nach rückwärts als umgekehrt.

Der Begriff des ungeordneten Reflexes, den man früher auf alle durch sehr starke Reize hervorgerufenen Bewegungen anwandte, ist nach den gegenwärtigen Kenntnissen nur noch berechtigt für die wahllos alle Muskeln ergreifenden Krämpfe, welche nach Vergiftung mit Strychnin oder Tetanus-Toxin durch Reizung afferenter Nerven ausgelöst werden können. Die Störung der normalen Ordnung geschieht dadurch, daß Protagonisten und Antagonisten gleichzeitig erregt, d. h. die Hemmungen in Erregungen umgewandelt werden (Sherrington, 1907, J. of P. 36, 185).

Einige Beispiele menschlicher Reflexe. Die an der Skelettmuskulatur zu beobachtenden Rückenmarks-Reflexe des Menschen werden je nach dem Auslösungsorte unterschieden in Hautreflexe und in Sehnen- und Periostreflexe. Zu den Hautreflexen gehört der Fußsohlen- oder Plantarreflex, ein Beugereflex, der durch Kitzeln oder Stechen der Fußsohle zustande kommt. Je nach der Stärke des Reizes bzw. der Erregbarkeit des Rückenmarks beschränkt sich die Bewegung auf eine Dorsalflexion der Zehen und ev. des Fußes, oder sie ergreift auch das Knie- und Hüftgelenk. Es handelt sich hier um einen Reflex, der anscheinend sowohl durch die Tast- wie durch Schmerznerven ausgelöst werden kann. Der Kremasterreflex, bestehend in einer raschen Hebung des gleichseitigen Hodens durch den M. cremaster wird hervorgerufen durch Streichen der Haut an der Innenseite des Oberschenkels. Der mechanische Reiz, der am besten mit einem stumpfen Instrument ausgeübt wird, darf nicht zu schwach sein. Es frägt sich daher, ob es sich wirklich nur um einen Hautreiz und nicht etwa auch um eine Reizung der darunterliegenden Muskeln und deren Faszien handelt. Im letzteren Falle würde ein Reflex vorliegen, der durch die zentripetalen Nerven des Bewegungsapparates vermittelt wird, somit besser zu der Gruppe der Sehnen- und Muskelreflexe zu rechnen wäre. Ähnliche Überlegungen gelten für den Bauchreflex, der durch Streichen der Bauchhaut erweckt wird und in einer einseitigen Kontraktion der Bauchdecken besteht, durch die eine Einziehung des Abdomens und eine Verschiebung des Nabels herbeigeführt wird. Der Glutäalreflex,

Kontraktion der MM. glutaei auf Reizung der Glutäalhaut und der Analreflex, Kontraktion des M. sphincter externus auf Reizung der Haut in der Gegend des Afters, gehören zu den weniger konstanten Reflexen. (Vgl. Sahli, Lehrbuch der klin. Untersuchungsmethoden, Wien 1894, 534.)

Hautreflexe können sowohl durch mechanische wie elektrische und thermische Reizung hervorgerufen werden. Im Gegensatz hierzu ist eine Auslösung der Sehnen- und Periostreflexe bisher nur auf mechanischem Wege möglich gewesen. Der bekannteste dieser Reflexe ist der Knie- oder Patellarreflex, der durch Beklopfen der Patellarsehne ausgelöst wird und in einer Kontraktion des M. quadriceps besteht. In ähnlicher Weise kann durch Beklopfen oder rasches Spannen der Achillessehne eine Kontraktion der Wadenmuskeln hervorgerufen werden. Reflexe von anderen Sehnen, namentlich von solchen der oberen Extremität sind wenig konstant. Hautreflexe von der oberen Extremität kommen äußerst selten zur Beobachtung. (Vgl. Strümpell, 1899, D. Z. f. Nervenheilk. 15, 259.)

Die Rückenmarks-Reflexe des Menschen werden durch die Vorgänge im Gehirn im hohen Maße beeinflußt, bald begünstigt, bald geschwächt, unter Umständen sogar völlig unterdrückt. Einstellung der Aufmerksamkeit auf die erwartete Bewegung wirkt ungünstig; es ist daher vorteilhaft, die Aufmerksamkeit des Untersuchten von dem Reflex abzulenken. Andere gleichzeitig ausgeführte willkürliche Bewegungen verstärken den Reflex, ebenso Sinneserregungen, wenn sie gleichzeitig oder in bestimmtem zeitlichen Abstand von dem Reflexreiz einwirken. Man vgl. Lombard, 1887, Am. J. of Ps. 1, 1; 1889, J. of P. 10, 122; Bowditch und Warren, 1890, Ibid. 11, 25. Der geringeren Entwickelung der Gehirntätigkeit beim Kinde entspricht die Lebhaftigkeit der Reflexe.

Wie die zentrifugalen Nerven der quergestreiften Muskeln werden auch die der glatten Muskeln, ferner sekretorische Nerven reflektorisch in Tätigkeit versetzt. Der Reflexherd ist jeweils dort zu suchen, wo die betreffenden Nerven aus dem Rückenmark entspringen. So liegt also der Reflexort für den Dilatator pupillae, für die Gefäßnerven und Pilomotoren (Nerven der Arrectores pilorum) des Kopfes in der oberen Hälfte des Brustmarkes, für die beschleunigenden Herznerven in dem Mittelstück des Brustmarkes, für die Baucheingeweide (Splanchnikus) im unteren Teil des Brustmarkes und im obersten Lendenmark, für das Urogenitalsystem im Lenden- und Sakralmark, für die Schweißdrüsen der Haut, des Rumpfes und der Extremitäten im Brust- und Lendenmark.

Das Rautenhirn.

Das Rautenhirn ist als Endstation einer großen Zahl von afferenten Nerven (X, IX, VIII, V) und als Ursprungsstätte des größten Teils der efferenten Hirnnerven (XII, XI, X, IX, VII, VI) zu mannigfaehen Verriehtungen befähigt. Es empfängt Erregungen von der Haut des Gesiehts, von den Sehleimhautfläehen der Atmungswege und des Verdauungskanales bis herab zum Magen und den obersten Absehnitten des Darmes, aus dem Herzen und der Aorta und aus dem Ohrlabyrinth, insbesondere aus dem vestibularen Teil desselben. Die efferenten Nerven wirken auf die Drüsen und Muskeln des Verdauungskanales, worunter außer den Kaumuskeln und den Muskeln der Zunge aueh die Muskulatur der Gesiehtshaut einbegriffen ist, auf die Drüsen, die quergestreifte und glatte Muskulatur der Atmungswege (Kehlkopf, Bronehien), auf die Gassekretion der Lunge, auf das Herz. Der noeh im Bereieh des Rautenhirns entspringende VI. Nerv dreht das Auge der gleiehen Seite naeh außen.

Indem das Rautenhirn in geordneter Weise Erregungen von den aufgezählten afferenten Bahnen auf die efferenten überträgt, stellt es den nervösen Meehanismus dar, dureh den die Aufnahme, Prüfung und erste Verarbeitung der Nahrung besorgt wird. Eine ähnlieh leitende Rolle spielt das Rautenhirn für die Atmung einsehließlieh der Stimmbildung und Sprache, wie zum Teil sehon in einem früheren Absehnitte ausgeführt worden ist und weiter unten noeh näher zu würdigen sein wird. Bekanntlieh entspringen die efferenten Nerven für die Atmungsmuskulatur nur zum geringsten Teile aus dem Rautenhirn, zum größten Teil aus dem Hals- und Brustmark. Es ist somit eine Eigentümliehkeit des Rautenhirns, zwisehen diesen weitverstreuten Ursprüngen efferenter Nerven und den aus den Atmungswegen kommenden afferenten Bahnen des Trigeminus und Vagus funktionelle Beziehungen herzustellen. Die Regelung des Gefäßtonus und die wiehtige Anpassung der automatisehen Herztätigkeit an denselben gesehieht ebenfalls dureh diesen Hirnteil. Als eine Besonderheit muß hervorgehoben werden, daß bei den meisten dieser Überleitungen die symmetrisehen efferenten Bahnen gleiehzeitig ergriffen werden. So folgt z. B. (beim Mensehen) auf einseitige Reizung der Hornhaut die Sehließung beider Augen.

Die leitende und vermittelnde Tätigkeit des Rautenhirns kommt nieht nur für jene Bewegungen in Betraeht, die dureh die afferenten Bahnen der Hirnnerven ausgelöst werden und den Rüekenmarksreflexen völlig an die Seite zu stellen sind, sondern aueh für die vom Endhirn her eingeleiteten, gewöhnlieh anthropomorph als willkürlieh bezeiehneten. Werden z. B. die Nn. infraorbitales beim Pferde durehsehnitten, so wird

das Ergreifen der Nahrung durch die Vorderlippe (welche Bewegung man in Analogie mit der entsprechenden menschlichen Betätigung wohl als eine willkürliche bezeichnen darf) nahezu unmöglich, die Lippe verhält sich wie eine gelähmte, obwohl die Lippenmuskeln und deren efferente Nerven völlig unberührt bleiben (Pineles, 1890, Zb. f. B. 4, 741).

In bezug auf die reflektorische Tätigkeit des Rautenhirns für eine große Zahl von geordneten Bewegungen und Bewegungsreihen spricht man wohl auch von „Zentren" für Schlucken, Stimmbildung, Erbrechen, Husten u. dgl. Dieser Ausdrucksweise darf jedoch eine anatomische Bedeutung nicht beigelegt werden. Sie besagt nur, daß von gewissen afferenten Bahnen bestimmte efferente in Erregung versetzt werden können, wobei aber hinzugefügt werden muß, daß die gleichen Erfolgsorgane (Muskeln und Drüsen) auch von anderen afferenten Bahnen her zugänglich sind. Das von Sherrington aufgestellte Prinzip der gemeinschaftlichen Endstrecke (s. o. S. 269) gilt sonach für das Rautenhirn so gut wie für das Rückenmark und macht die anatomische Abgrenzung von sog. Reflexzentren unmöglich.

Wird beim Säugetier das verlängerte Mark von dem übrigen Gehirn abgetrennt, so geht die Atmung regelmäßig weiter, Blutdruck und Herztätigkeit zeigen normales Verhalten. Lokomotionsbewegungen sind schwierig auszulösen, können aber noch ausgeführt werden, auch sind die Reaktionen gegen die Schwerkraft, die selbsttätige Unterstützung des Schwerpunktes im Stehen und Gehen, wenn auch wenig prompt, noch vorhanden. Je tiefer der Schnitt gelegt wird, desto mehr geht von diesen Fähigkeiten verloren. So werden z. B. nach Durchtrennung des Rautenhirns in der Höhe der Eintrittsstelle des N. VII die Lokomotionsbewegungen nahezu aufgehoben (Owsjanikow, 1874, Leipz. Ber. 26, 457) bzw. auf jene rhythmischen und alternierenden Bewegungen beschränkt, welche auch am spinalen Tier durch geeignete Reizung hervorgerufen werden können (s. o. S. 271 und Sherrington, 1910, J. of P. 40, 104). Gefäßtonus und Blutdruck sind herabgesetzt.

Die Wichtigkeit der zentripetalen und reflektorischen Funktionen des Trigeminus sowie des Glossopharyngeus und Vagus läßt verstehen, daß Schädigungen dieser Nerven mit erheblichen Ausfallerscheinungen verknüpft sind und zu schweren Störungen führen können. Die Frage nach den Folgen einer Lähmung des Trigeminus ist von praktischer Wichtigkeit geworden, seitdem bei Trigeminusneuralgien die Durchschneidung des Nerven oder die Ausrottung des Gasserschen Knotens nicht selten ausgeführt wird. Bei Tieren, insbesondere bei Kaninchen, führt die Unempfindlichkeit des Auges, die nach Durchtrennung des Trigeminus, speziell des ersten Astes, eintritt, in der Regel in kurzer Zeit zu einem perforierenden Hornhautgeschwür und zum Verlust des Auges. Man glaubte hierfür nicht nur die kaum vermeidlichen Schä-

digungen verantwortlich machen zu müssen, sondern auch einen Nachlaß der wiederherstellenden oder heilenden Fähigkeiten in dem entnervten Gewebe. Man stellte sich vor, daß im Trigeminus besondere Faserarten, sog. trophische Nerven vorhanden seien, durch welche die Widerstandskraft der Gewebe bedingt bzw. gesteigert werde. In ähnlicher Weise erklärte man die Entzündung der Nasenschleimhaut, die Geschwüre auf Lippen, Zahnfleisch und Gaumen, die bei den Tieren auf der operierten Seite beobachtet wurden. Später hat man gelernt, die Entzündung des Auges bei den Tieren zu vermeiden (Turner, 1895, Brit. med. Journ., Nr. 1821) und ebenso haben sich bei Menschen, denen der Trigeminus einer Seite entfernt war, derartige Störungen nicht eingestellt. Fedor Krause (Die Neuralgie des Trigeminus, Leipzig 1896) schreibt dies wohl mit Recht dem Umstande zu, daß der Blinzelreflex ein doppelseitiger ist. Das gesunde Auge ist somit der Wächter für das kranke und gewährt ihm den gleichen Schutz wie sich selbst. Derselbe Autor hat sogar beobachtet, daß an seinen Operierten zufällig aufgetretene Augenentzündungen, selbst schwerer Art, wieder heilten.

Durchschneidung beider Vagi führt je nach der Höhe, in der sie stattfindet, zu verschiedenen Störungen. Geschieht die Trennung oberhalb des Abganges der Laryngei sup., so tritt Unempfindlichkeit und Lähmung des Kehlkopfes, unterhalb nur Lähmung auf. In beiden Fällen ist der Verschluß der Luftwege beim Schlucken ein ungenügender und die Tiere sterben bald an Schluckpneumonie. Durchtrennung der Vagi unterhalb des Abgangs der Nn. recurrentes ist ebenfalls für die Tiere verderblich infolge der Lähmung des Ösophagus (vgl. Krehl, A. f. P., 1892, Suppl. 278) und Beeinträchtigung der Magenfunktionen. In jüngster Zeit ist es Katschkowsky und Pawlow gelungen, bei sorgsamster Pflege vagotomierte Tiere (Hunde) am Leben zu erhalten (1901, A. g. P. 84, 6). Der vermutete trophische Einfluß auf das Herz hat sich nicht nachweisen lassen (H. Friedenthal, A. f. P. 1902, 135). Zur Frage der Trophik vgl. man auch Köster, Spinalganglien, Leipzig 1904, S. 26 und Jensen, 1910, Med.-naturw. Arch. 2, 459.

Durch vielfache Beobachtungen ist sicher gestellt, daß Durchtrennung der zentripetalen Fasern des Trigeminus oder Vagus auch motorische Störungen im Gefolge hat, und zwar Ausfall tonischer Innervationen (Filehne, A. f. P. 1886, 432) oder Unbeholfenheit im Gebrauch der Muskeln zu geordneter Tätigkeit. Derartige Nachrichten gehen bis auf Charles Bell zurück. In neuerer Zeit hat Exner (1891, A. g. P. 48, 592) die Gesamtheit der einschlägigen Erscheinungen unter dem Namen der Sensomobilität zusammengefaßt und gezeigt, in welch hohem Maße selbst die sog. automatischen und spontanen Innervationen der Regelung durch zentripetale Impulse bedürfen. Dasselbe gilt für die vom Rückenmark innervierten Muskeln. Mott und Sherrington

beobachteten bei Affen eine Lähmung der vorderen Extremität, nachdem alle zentripetalen Wurzeln derselben durchschnitten waren (1895, Proc. R. S. 57, 481).

Zusammenfassende Tätigkeiten des Rauten- und Mittelhirns.

Ein eigentümlicher Zug der Hirnreflexe ist ihre enge Beziehung zur Atmung. Nicht nur beim Husten, Niesen und Gähnen und Schluchzen, sondern auch beim Schlucken, Saugen und Erbrechen wird die Atmung beeinflußt, bald in eigentümlicher Weise umgestaltet, bald unterbrochen und gehemmt. Die Atembewegungen geschehen durch eine sehr große Zahl von Muskeln, deren Nerven zwischen dem dritten Zervikal- und ersten Lendennerven aus dem Rückenmark entspringen (vgl. oben S. 123). Die Ein- und Ausatmungsmuskeln werden abwechselnd und in regelmäßiger Wiederkehr in Tätigkeit gesetzt. Die Veranlassung hierzu geht aber nicht vom Rückenmark, sondern vom Rautenhirn aus. Werden die beiden durch einen Schnitt von einander getrennt, so stellen die Atemmuskeln ihre Tätigkeit sofort ein, während ein Schnitt durch das Mittelhirn die Atmung nicht unterbricht. Wie Le Gallois zuerst fand (man vgl. Rosenthal, 1882, Handb. d. P. 4, II, 244) genügt beim Säugetier die Zerstörung eines sehr umschriebenen Gebietes in der Gegend des Kernes der afferenten Vagusfasern, um die Atmung dauernd zum Stillstand zu bringen. Dieses Gebiet wird als Atmungszentrum bezeichnet. Versuche zur genaueren Bestimmung seiner Lage sind von Gierke, 1873, A. g. P. 7, 585; Mislawsky, Zentralbl. med. Wiss., 1885, 465; Gad und Marinescu, A. f. P. 1893, 175 ausgeführt worden. Die beiden letzten Untersucher verlegen es in die Formatio reticularis, was auch aus anatomischen Gründen wahrscheinlich ist.

Das Atmungszentrum ist, wie in einem früheren Abschnitt ausgeführt wurde, empfindlich für die Temperatur und chemische Zusammensetzung, insbesondere für die Kohlensäurespannung des Blutes. Die Kohlensäure wirkt unmittelbar auf dieses Organ, nicht etwa durch Vermittlung von irgend welchen afferenten Nerven. Aus diesem Grunde und wegen der rhythmischen Wiederkehr der Erregungen spricht man von einer automatischen Tätigkeit des Zentrums.

Da die Unterbrechung der Atmung beim Warmblüter den sofortigen Tod zur Folge hat, muß künstliche Atmung eingeleitet werden, wenn untersucht werden soll, ob das vom Rautenhirn abgetrennte Rückenmark imstande ist, auch von sich aus rhythmische Impulse zu den Atemmuskeln zu schicken. Derartige Versuche haben ergeben, daß unter günstigen Umständen (junge Tiere, Strychnin) nicht nur Reflexe auf die Atemmuskeln, sondern auch rhythmische, zwischen In- und Exspiration wechselnde Innervationen erhalten werden können

(Langendorff, A. f. P. 1880, 518; Wertheimer, 1889, Arch. de P. 5. sér. 1, 761), doch sind sie lange nicht so regelmäßig und andauernd wie die normalen Atembewegungen. Andere Forscher leugnen, besonders für das erwachsene Tier, die spinale Atmung vollständig und sehen in den u. U. auftretenden Zusammenziehungen der Atemmuskeln nur unregelmäßige Krämpfe (Porter und Muhlberg, 1901, Am. J. of P. 4, 334). Vielleicht handelt es sich wie bei den rhythmischen Gehbewegungen des Rückenmarkstieres (s. o. S. 271) um einen zwischen antagonistischen Muskelgruppen abwechselnden Reflex, der, einmal in Gang gesetzt, längere Zeit fortdauern kann, wobei die propriozeptiven Nerven der passiv gedehnten Muskeln die Umschaltung der Erregung bewirken. Jedenfalls kann gesagt werden, daß die andauernde Tätigkeit der Atemmuskeln und die feine Einstellung derselben auf die Kohlensäurespannung des Blutes durch das Atmungszentrum besorgt wird.

Trotz seiner Automatie ist das Atemzentrum nervösen Einwirkungen von vielen Seiten her zugänglich. Der große Einfluß, welchen der Vagus auf die Tätigkeit des Atemzentrums besitzt, ist auf S. 126 besprochen worden. Daß auch andere Nerven auf die Atmung verändernd einwirken können, beweisen die zahlreichen, mit einer Modifikation der Atmung einhergehenden Reflexe, von welchen gleichfalls schon die Rede war. Der Einfluß des Gehirns auf die Atembewegungen wird durch die Veränderung derselben bei den Gemütsbewegungen und bei der Lautgebung bezeugt.

Außer dem Zentrum für die Atmung existiert in dem verlängerten Mark noch eine zweite Stelle, welche für den ganzen Körper eine regulierende Leistung besorgt. Sie bestimmt die Wegsamkeit der Blutgefäße und damit die Verteilung des Blutes über den Körper wie auf S. 86 ff. näher ausgeführt ist. Die Stelle heißt daher das Gefäßzentrum. Sein Ort läßt sich durch systematische Schnittführung in ähnlicher Weise feststellen, wie dies für das Atemzentrum geschehen ist. Nach den Versuchen von C. Ludwig mit Owsjannikow (1871, Leipz. Ber., 23, 135) und Dittmar (1873, ebenda, 25, 449) ist es im proximalen Teil des Rautenhirns im Gebiete der Formatio reticularis gelegen.

Die Tätigkeit des Gefäßzentrums gilt als eine automatische d. h. nicht reflektorische. Sie erleidet unter dem Einfluß der wechselnden chemischen Beschaffenheit und Temperatur des Blutes ähnliche Modifikationen wie die des Atmungszentrums. Daneben gibt es eine große Zahl zentripetaler Erregungen sowie psychische Einflüsse, die den Gefäßtonus verändern. Als Beispiel seien die von der Aorta kommenden zentripetalen Vagusfasern erwähnt, die ihre Erregung auf das Gefäßzentrum übertragen und dessen Tonus herabsetzen; vgl. die Wirkung des

N. depressor S. 87. Starke Füllung der Blutgefäße, besonders der Venen, wie sie unter der Wirkung der Schwere in abhängigen Körperteilen eintritt, bedingt zentripetale Erregungen, welche durch Vermittlung des Gefäßzentrums wieder die gleichmäßige Blutverteilung herbeiführen. Dieser beständigen regulatorischen Tätigkeit verdankt der Mensch einen in allen Körperlagen gleichen Blutdruck, sowie einen den Bedürfnissen der Organe sich anpassenden Blutstrom. Als Folge einer Aufhebung des Tonus in den Lebergefäßen betrachtet man die Zuckerausscheidung im Harn, die nach dem sog. Zuckerstich vorübergehend auftritt. Der Stich muß in der Mittellinie der Rautengrube, etwa in der Mitte zwischen den Striae acusticae und Vaguskern ausgeführt werden (Cl. Bernard, 1835, Leçons de physiologie I, 339). In ähnlicher Weise wird die zuckerfreie Harnflut oder Polyurie, die nach Verletzung einer benachbarten Stelle eintritt, aufgefaßt als bedingt durch eine Lähmung der Nierengefäße, vgl. oben S. 178.

Im Gegensatz zum Atmungszentrum, dessen Tätigkeit durch kein spinales Organ vertreten werden kann, besitzt das Rückenmark, wenn auch nicht augenblicklich, so doch einige Zeit nach der Abtrennung von dem verlängerten Mark eine gewisse Herrschaft über die Gefäße. Goltz hat beobachtet (1874, A. g. P. 8, 482), daß das isolierte Lendenmark zu tonischen und reflektorischen Einwirkungen auf die Gefäße der unteren Extremität befähigt ist. Eine zusammenfassende Beherrschung der Gefäße des ganzen Körpers, wie sie das verlängerte Mark besitzt, läßt sich aber für das Rückenmark nicht nachweisen.

Eine dritte Leistung des Zentralnervensystems, die möglicherweise durch das Rautenhirn bewirkt wird, ist die (chemische und physikalische) Wärmeregulation des Warmblüters. Sie geschieht beim Menschen ohne Zutun des Bewußtseins und besteht, wie in einem früheren Abschnitt S. 199 auseinandergesetzt worden ist, entweder in der Anpassung der Wärmeproduktion, besonders in den Muskeln, an die Bedürfnisse des Körpers, oder bei konstanter Wärmeproduktion in der Regelung der Wärmeabfuhr nach außen. Auf jeden Fall bleibt die Körpertemperatur konstant. Das Rückenmark für sich allein ist zu dieser Regulation nicht befähigt, denn nach seiner Abtrennung vom Gehirn sinkt die Körpertemperatur. Anderseits kann aber auch das Endhirn (Corpus striatum, Rhinenzephalon, Pallium) nicht als der Sitz des regulierenden Mechanismus betrachtet werden, denn die Tiere mit abgetrenntem Großhirn besitzen noch Regulation, wenn auch eine etwas gestörte (Goltz, 1892, A. g. P. 51, 591). Die Temperaturerhöhung oder Hyperthermie, welche auf Verletzung des Corpus striatum (Kopf des geschwänzten Kerns) auftritt, kann, da sie vorübergehender Natur ist, nicht als Beweis für ein dort befindliches Regulationszentrum

gelten. Es ist zurzeit sogar ungewiß, ob der regulierende Mechanismus an einem einzigen, anatomisch umschriebenen Orte gesucht werden darf und ob nicht eine Vielheit von nervösen Apparaten, darunter das Gefäßzentrum, daran beteiligt sind. Solange eine genauere, namentlich kalorimetrische Untersuchung des thermischen Verhaltens von Tieren fehlt, die im Zwischen-, Mittel- oder Rautenhirn operiert worden sind, wird die Frage unerledigt bleiben müssen.

Anscheinend nicht automatisch, sondern reflektorisch und, soweit es sich um Erhaltung der Gleichgewichtsstellung des Körpers handelt, tonisch wirkt ein die ganze Skelettmuskulatur beherrschendes Organ des verlängerten Marks. Sein Einfluß läßt sich sehr deutlich zeigen, wenn man einen Rückenmarksfrosch vergleicht mit einem solchen, an welchem nur das Großhirn abgetrennt ist. Letzterer hält noch den Leib hoch, indem er ihn auf die Vorderbeine stützt, kurz er hat jene Körperstellung, welche man als die sprungbereite bezeichnen kann. Dreht man ihn auf den Rücken, so kehrt er sofort in die hockende Stellung zurück. Der Rückenmarks-Frosch liegt dagegen flach auf dem Bauche und läßt sich ohne Widerstand auf den Rücken legen; er ist zwar noch befähigt zu sehr verwickelten Reflex- und Abwehrbewegungen, führt aber keine Sprünge mehr aus.

Für die Einhaltung der richtigen Körperstellung ist der Vestibularnerv und seine Kerne von der größten Wichtigkeit. Tiere, denen das Labyrinth beiderseits fehlt, können zwar mit Hilfe der Augen noch normale Haltungen zuwege bringen, verdeckt man ihnen aber die Augen, so treten abnorme Stellungen ein: vgl. Ewald, Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus, Wiesbaden 1892. Auch die Bewegungen der Tiere werden nach Zerstörung des Labyrinths eigentümlich unbeholfen. Sie geschehen anscheinend mit übermäßiger Anstrengung und sind doch nicht so kräftig wie in der Norm. Auf dieser Schwäche beruht unter anderem, daß Tauben ohne Labyrinth nicht mehr fliegen können, Ewald, a. a. O. S. 16.

Neben den Nervenfasern des Vestibularis sind es namentlich die dorsalen Wurzeln des Rückenmarks und deren Fortsetzung als Hinterstränge und Hinterstrangkerne, welche für die Ausführung richtiger Bewegungen von Bedeutung sind. Nach Beschädigung dieser Systeme treten ebenfalls Bewegungsstörungen auf, welche mit den eben beschriebenen verwandt aber nicht identisch sind. Die Kraft der Bewegungen ist nicht verringert, sie geschehen in größerem Ausmaße als gewöhnlich, sie schießen sozusagen über das Ziel hinaus, es fehlt an jener Mäßigung und Dämpfung, durch welche sich die normalen Bewegungen auszeichnen. Man nennt diese Art von Bewegungsstörung Ataxie. Zum Auftreten

ataktischer Symptome, wie sie namentlich im Gefolge der sog. Tabes auftreten, bedarf es nicht der Schädigung aller Fasern der Hinterwurzeln. Ataxie ist beobachtet worden in Fällen ganz intakter Hautsensibilität. Ebenso sind enthäutete Frösche nicht ataktisch. Die Störung, in deren Gefolge Ataxie auftritt, muß demnach jene Fasern der dorsalen Rückenmarkswurzeln betreffen, welche aus den tieferen Teilen, aus Muskeln, Sehnen, Gelenken und von dem Perioste kommen. Eine sehr gute Darstellung der ataktischen Bewegungsstörungen bei Fröschen und Hunden hat H. E. Hering gegeben (1896, A. e. P. 38, 266; 1897, A. g. P. 68, 1).

Bei den innigen anatomischen Beziehungen, die das Kleinhirn sowohl mit dem Vestibularnerven wie mit den Hintersträngen des Rückenmarks besitzt, ist begreiflich, daß die Entfernung des Organs zu Bewegungsstörungen führt, welche als die Summe der vorstehend beschriebenen betrachtet werden dürfen. Lueiani (Das Kleinhirn, übersetzt von Fränkel, Leipzig 1893) macht darauf aufmerksam, daß die operierten Tiere keinerlei Beeinträchtigung ihrer rezeptorischen Fähigkeiten, ihrer Intelligenz oder ihrer Instinkte erkennen lassen. Dagegen sind die Bewegungsstörungen sehr auffallend. Stehen und Gehen ist lange Zeit unmöglich und dauernd erschwert, viel weniger das Schwimmen. In bezug auf die Ursachen der Bewegungsstörungen unterscheidet er 1. die mangelhafte Stetigkeit und Gleichmäßigkeit der Innervationen (Atonie und Astasie), welche die Bewegungen schwankend und zitternd machen, 2. die geringe Kraft (Asthenie) der Muskeln und 3. die Bewegungsstörungen im engeren Sinne, Ataxie. Höchst merkwürdig ist, daß die Asthenie nicht nur eine nervöse Erscheinung ist, sondern auf einer wirklichen Atrophie der Muskeln beruht. Man vgl. darüber auch Ewald, a. a. O. S. 21. Die Entstehung der Ataxie ist bedingt durch eine Abnahme oder das Fehlen der Dämpfung, welche unter normalen Verhältnissen allen Gliederbewegungen zukommt und auf dem Eingreifen der Antagonisten beruht. Auf diese selbsttätige Regulierung des Ausmaßes der Bewegungen, bei welcher die propriozeptiven Bahnen der passiv gedehnten Muskeln eine wichtige Rolle spielen, wird weiter unten noch zurückzukommen sein.

Zur Gruppe der zusammenfassenden, nicht automatisch aber reflektorisch tätigen Gehirnteile gehören ferner die Vierhügel. Ihre Beziehung zum Sehnerven ist hauptsächlich durch die Arbeiten von Cajal (1891, La cellule 8) aufgedeckt worden, während Held (A. f. A. 1893, 201) die Verknüpfung mit dem N. cochlearis genauer kennen gelehrt hat. Sie beherrschen die Bewegungen der Augen und des Kopfes auf optische und akustische Eindrücke. Es ist seit langem bekannt, daß durch Reizung der Vierhügelgegend Augenbewegungen hervorge-

rufen werden können, und zwar teils symmetrische, teils solche, bei welchen beide Augen sich in gleichem Sinne bewegen, sog. synergetische. Bei stärkerer Reizung kommt es auch zu Bewegungen des Kopfes.

Das Vorderhirn (Prosencephalon).

Das Vorderhirn besteht aus zwei halbkugelförmigen paarigen Massen, den Hemisphären und den gegen die Mittellinie und die Basis des Gehirns zusammengedrängten Ganglien. Die Hemisphären setzen sich zusammen aus der die Oberfläche überziehenden grauen Rinde und der vorwiegend aus markhaltigen Nervenfasern bestehenden weißen Substanz. Ein Teil dieser Fasern, die Binnenfasern, verbindet die Rindenteile einer Hemisphäre bzw. beider Hemisphären untereinander; ein anderer Teil, der Stabkranz, stellt Beziehungen her zwischen dem Großhirn und tieferen Teilen des Zentralnervensystems. Auf die Bedeutung einiger dieser Faserzüge wird unten noch zurückzukommen sein.

Anatomisch werden namentlich drei große Ganglien unterschieden: Sehhügel, Linsenkern und geschwänzter Kern. Im Kopf des letzteren, welcher in der Literatur auch als Streifenhügel bekannt ist, findet sich jene Stelle, deren Verletzung zu einer Erhöhung der Körpertemperatur führt (Wärmestich, vgl. S. 205). Der Sehhügel steht mit nahezu sämtlichen aus Rückenmark und Rautenhirn gegen die innere Kapsel ziehenden afferenten Bahnen in Verbindung, durch sein Pulvinar und den äußeren Kniehöcker auch mit dem Tractus opticus. Verletzungen des Sehhügels führen daher zu Ausfallserscheinungen auf rezeptorischem Gebiete, die je nach der Lage der Läsion von verschiedener Art sein können. Efferente Funktionen haben sich für den Sehhügel bisher nicht mit Sicherheit nachweisen lassen. (Man vgl. Tschermak, 1905, in Handb. d. P. 4, I, 184.) Die Funktionen des Linsenkerns sind unbekannt. Mit den nötigen Vorsichtsmaßregeln ausgeführte Reizungen des Sehhügels wie auch der übrigen Ganglien an der Basis des Vorderhirns sind meist erfolglos gefunden worden (Beevor und Horsley, 1890, Phil. Trans. Vol. 181 B., p. 72). Von manchen Teilen des Sehhügels erhält man Bewegungen der Augen und Pupillen (E. Saehs, 1909, Brain 126).

Man kann versuchen, über die Leistungen des Endhirns als ganzes dadurch etwas zu erfahren, daß man es abträgt, was sich leicht bei Vögeln, viel schwieriger beim Hunde ausführen läßt. Niedere Wirbeltiere, z. B. Frösche, zeigen nach Entfernung des Endhirns so geringe Störungen, daß aus ihnen über die Bedeutung des Organs wenig zu entnehmen ist. Bei den höheren Tieren bewirkt die Operation zunächst eine starke Depression, Unfähigkeit zu Lokomotionen sowie zur Nahrungsaufnahme. Mit der Zeit erholt sich aber das Tier und zeigt dann keinerlei

Lähmungserscheinungen weder an zentripetalen noch an zentrifugalen Nerven. Reaktionen können von allen zentripetalen Nerven, einschließlich des Optikus und Koehlearis ausgelöst werden, nur der Olfaktorius ist ausgeschaltet. Diese Reaktionen, namentlich die optischen und akustischen sind indessen beschränkt, von maschinenartiger Regelmäßigkeit und Einförmigkeit und derart, daß eine Verwertung früherer Einwirkungen, wie sie dem Menschen als Erinnerung geläufig ist, ausgeschlossen erscheint. Die Tiere machen einen tief blödsinnigen Eindruck. Sehr lehrreiche Beobachtungen an endhirnlosen Hunden stammen von Goltz, 1892, A. g. P. 51, 570. Man vgl. ferner Schrader, 1887, ebenda 41, 75 und 1889, 44, 175. Im ganzen ist die Analyse des Verhaltens solcher Tiere äußerst schwierig. Noch stärker als beim Tiere wird beim Menschen die Tätigkeit der tieferen Gehirnteile von der des Endhirns, insbesondere der Rinde überragt. Es steht dies mit der Entwickelung der Massenverhältnisse im Einklang. Erkrankung der Hirnoberfläche (Meningitis, Altersschwund, paralytische Degeneration, zuweilen selbst nach Tiefe und Fläche recht umschriebene Veränderungen) führen zu auffälligen Störungen des psychischen Verhaltens, so daß man sich gewöhnt hat die Erscheinungen des Bewußtseins, der Willenstätigkeit, der Intelligenz ausschließlich mit diesem Teil des Nervensystems in Beziehung zu setzen. Ob diese Auffassung das Richtige trifft, muß dahingestellt bleiben.

Die Rindenfelder der efferenten Nerven.

Gegenüber den auf die Entfernung des ganzen Endhirns gerichteten Bestrebungen stehen die Bemühungen, eine örtlich umschriebene Repräsentation einzelner Leistungen nachzuweisen. Die ersten Nachrichten über die Beziehung gewisser nervöser Leistungen zu bestimmten Gehirnteilen stammen von klinischer Seite. Französische Ärzte, am eindringlichsten Broca, haben auf die Sprachstörungen hingewiesen, welche nach linksseitiger Verletzung des hintersten Teils der dritten Stirnwindung auftreten. Spätere Beobachtungen haben dann das fragliche Gebiet auch noch auf die Insel und auf den anliegenden Teil des Schläfelappens ausgedehnt mit dem Zusatze jedoch, daß die Störungen verschiedene sind, je nach dem befallenen Gebiete. Je mehr die Läsion gegen das Stirnhirn liegt, desto stärker ausgesprochen sind Sprech- und Artikulationsstörungen. Beim Übergreifen auf den Schläfelappen tritt dagegen mangelndes Wortverständnis, sog. Worttaubheit, in den Vordergrund, während die motorische Sprachfähigkeit erhalten bleiben kann.

Entscheidende Beweise für die Ungleichwertigkeit der einzelnen Abschnitte des Endhirns speziell seiner Rinde, wurden erst von Meynert durch die histologische Untersuchung, von Fritsch und Hitzig auf

dem Wege des Experiments erbracht. Meynert (1868, Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie) unterschied neben einem dem größten Teil der

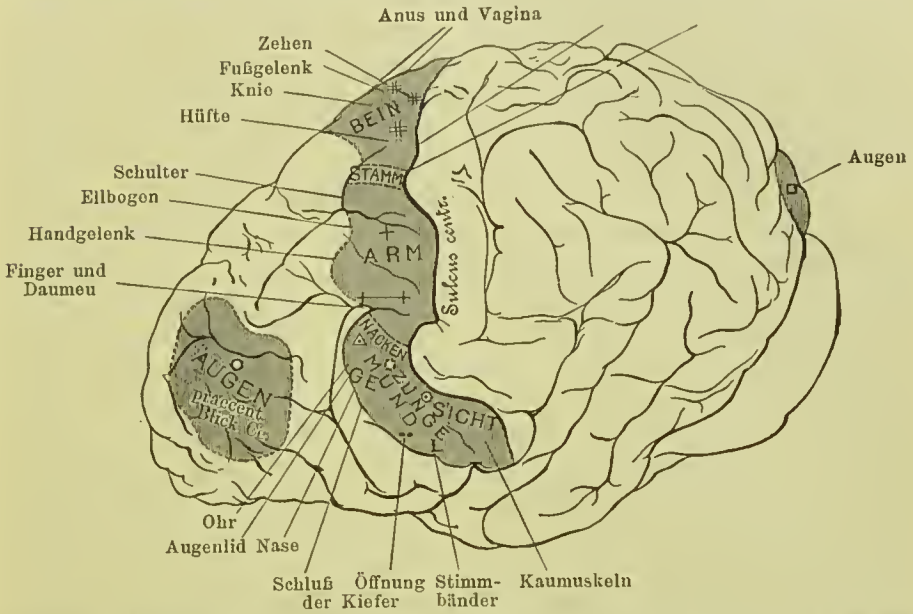


Fig. 57. Motorische Rindenfelder des Schimpansen nach Sherrington und Grünbaum. Außenfläche der linken Hemisphäre.

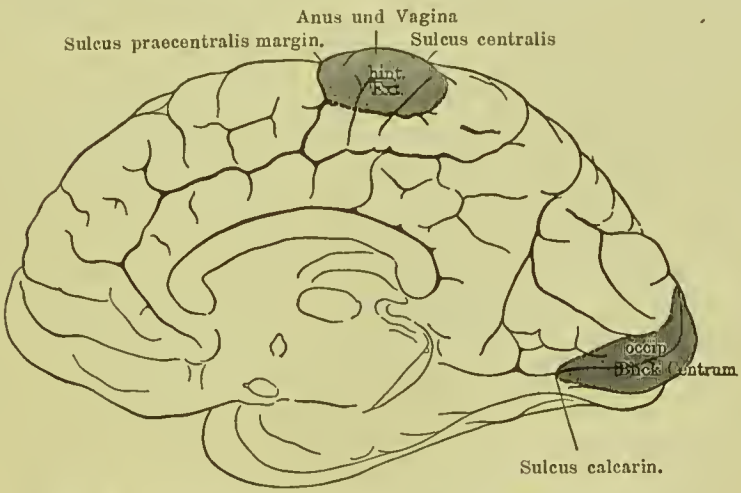


Fig. 58. Dasselbe; Innenfläche der rechten Hemisphäre.

Rinde gemeinsamen Typus noch besondere Schichtungsarten: für den Bulbus olfactorius, das Ammonshorn, die Spitze des Hinterhauptlappens und die Gegend der Sylvischen Spalte. Fritsch und Hitzig fanden

(A. f. A. u. P. 1870, 300), daß durch schwache elektrische Reize in der Nähe des Sulcus cruciatus beim Hunde (entsprechend der Zentralfurche des menschlichen und Affengehirns) umschriebene Bewegungen hervorgerufen werden können, während dieselben Reize an anderen Rindenflächen erfolglos bleiben. Galvanische und faradische Ströme eignen sich in gleicher Weise vorausgesetzt, daß in jedem Falle auf eine möglichst umschriebene Wirkung Bedacht genommen wird. Auch chemische Reize (Wasserentziehung, Ätzung, Kauterisation) sind wirksam, wenn auch aus leicht ersichtlichen Gründen weniger vorteilhaft.

Die Bewegungen treten in der dem Reizorte gegenüberliegenden Körperhälfte auf und sind verschieden, je nach dem Reizorte. Die Verteilung dieser Orte über die Oberfläche der Rinde zeigt bei allen untersuchten Säugern eine gewisse grundsätzliche Übereinstimmung. Am interessantesten ist die Verteilung der erregbaren Rindenfelder bei den höheren Affen. Fig. 57 u. 58 (s. S. 285) zeigt das Ergebnis der Versuche, die Sherrington und Grünbaum (1901 u. 1903, Proc. R. S. Vol. 69 und 72) an Schimpansen durchgeführt haben. Die erregbare Zone, ungefähr der vorderen Zentralwindung entsprechend, zieht als ein verhältnismäßig schmaler Streifen von der Scheitelhöhe gegen die Spitze des Schläfelappens, um an der Sylvischen Spalte zu endigen. Die Zone erstreckt sich, wie Fig. 58 erkennen läßt, auf die mediale Fläche der Rinde, ohne den Sulcus calloso-marginalis zu erreichen. Die Beziehung der Reizorte zu den Muskeln der einzelnen Körperabschnitte zeigt eine deutliche Gliederung, die mit der segmentalen Anordnung der Reflexherde im Rückenmark gut übereinstimmt. Der lateralste (unterste) Teil der Zone beherrscht die Muskeln des Gesichts, der nächst anstoßende die Muskeln des Armes und des Rumpfes, endlich der medialste (oberste) Teil die Muskeln des Beins und des Perineums. Das letzte Feld greift auf die mediale Fläche der Rinde über. Außer dieser zusammenhängenden Zone gibt es noch zwei abseits stehende erregbare Felder, von denen aus konjugierte Bewegungen beider Augen angeregt werden können, eines nahe der Spitze des Stirnlappens, das andere an der Spitze und zum größeren Teil an der medialen Fläche des Hinterhauptlappens. Daß die Anordnung der erregbaren Felder im wesentlichen auch für den Menschen zu Recht besteht, geht aus Reizversuchen hervor, die zum Zwecke der Auffindung der Ursprungsstätte epileptischer Krämpfe zuweilen ausgeführt worden sind (Horsley, Linacre Lecture, London 1909).

Die von der Rinde auslösbaren (kortikalen) Bewegungen haben im allgemeinen große Ähnlichkeit mit den reflektorischen. Die kortikale Innervation ist, wie die reflektorische, eine geordnete, insbesondere auch eine reziproke, d. h. es ist mit der Erregung der Protagonisten gleichzeitig die Hemmung der Antagonisten verbunden. Die kortikalen

Bewegungen ergreifen, wie die Reflexe, wenig oder gar nicht die Muskeln, welche vorwiegend statisch oder tonisch beansprucht werden, um bei den verschiedenen Körperstellungen der Schwerkraft entgegen zu wirken. Dagegen sind von der Rinde aus jene Muskeln sehr leicht in Erregung zu versetzen, welche in den Reflexen die Abwehr schädlicher Einwirkungen oder die Flucht vor denselben besorgen. Die kortikalen Bewegungen gehen aber über die reflektorischen insofern hinaus als sie vielfach den Charakter von Reaktionen auf höhere Sinneseindrücke (Gesichts-, Gehörs- und Tasteindrücke) annehmen.

Wird ein Rindenfeld gereizt und die zugehörige Muskelgruppe gleichzeitig auch reflektorisch in Tätigkeit gesetzt, so verstärken oder bahnen sich die beiden Erregungen und zwar auch dann, wenn jede der beiden für sich allein zu schwach ist, um eine Bewegung hervorzurufen (Exner, 1882, A. g. P. 28, 487).

Will man ganz umschriebene Bewegungen erzielen, so müssen die Reize so schwach wie möglich und von kurzer Dauer sein. Ist die Narkose nicht zu tief, so läßt sich erwarten, daß faradische Ströme, welche auf der Zungenspitze eben gefühlt werden, auch auf der Hirnrinde von Erfolg sind. Der Abstand der beiden Reizdrähte soll 1—2 mm betragen. Reizt man mit stärkeren als eben zureichenden Strömen oder reizt man mit schwachen Strömen längere Zeit bzw. zu wiederholten Malen, so neigt die Bewegung zur Ausbreitung auf benachbarte Körperabschnitte, sie überdauert dann auch den Reiz und geht über in Krämpfe von der Form des epileptischen Anfalls. Goltz und Horsley Proc. R. S., Nov. 15, 1888.

Die kortikalen Bewegungen lassen sich auch nach Entfernung der fraglichen Rindenstellen durch Reizung der aus ihnen hervorgehenden markhaltigen Nerven oder der Fasern der inneren Kapsel (zwischen Linsenkern und Sehhügel) auslösen. Sie treten unter diesen Umständen sogar leichter und mit geringerer Latenzzeit ein und haben den gleichen geordneten Charakter (Beevor und Horsley, 1890, Phil. Trans. 181, B. 49 u. 129). Epileptische Krämpfe können jedoch nach Entfernung der Rinde nicht mehr ausgelöst werden (Goltz und Horsley, Proc. R. S. Nov. 15, 1888). Diese Erfahrungen beweisen, daß die Erregung der Bahn des Stabkranzes folgt.

Wird ein Tier nach Entfernung eines motorischen Rindenfeldes am Leben gelassen, so zeigt sich eine Störung im Gebrauch der zugehörigen Muskeln. Die Störungen, die anfangs sehr auffällig sind, treten mit der Zeit zurück und können schließlich ganz verschwinden, wenn der Rindendefekt nicht groß ist. Man muß daraus schließen, daß der fragliche Muskel oder die Muskelgruppe nicht nur mit dem zerstörten Felde Verbindung besitzt, sondern durch Vermittlung der subkortikalen

Apparate auch mit anderen Feldern, besonders mit dem symmetrischen der anderen Hemisphäre. Das zerstörte Feld war nur jenes, von dem der Muskel am leichtesten ansprach.

Die Übertragung der Erregung von der Rinde auf die Vorderhornzellen des Rückenmarks geschieht beim Menschen und den Affen vorwiegend aber nicht ausschließlich durch die Pyramidenbahn, welche bekanntlich eine direkte, d. h. ununterbrochene Verbindung zwischen den genannten beiden Orten bildet. Neben ihr gibt es aber, wie anatomische und experimentelle Untersuchung übereinstimmend ergeben, noch indirekte Bahnen, welche auf dem Wege des Linsenkernes und roten Kerns, der Formatio reticularis, des vorderen Paares der Vierhügel und des Brückengraues zum Rückenmark gelangen. Durchtrennt man die Pyramiden, so gibt die Reizung der erregbaren Rindenzone immer noch (gleichseitige und gegenseitige) Bewegungen, wenn auch im verminderten Umfange (man vgl. hierzu Tschermak, 1905, Handb. d. P. 4, 171).

Die Rindenfelder der afferenten Nerven.

Die Zerstörung motorischer Rindenfelder ist nicht nur mit Bewegungsstörungen, sondern sehr oft auch mit dem Ausfall afferenter Erregungen verknüpft. Dies mußte schon aus den Tierversuchen gefolgert werden und ist durch Beobachtungen an Menschen mit Rindenläsionen sichergestellt. Wie die klinische Erfahrung lehrt, handelt es sich um ein vermindertes Wahrnehmungsvermögen für Gliederlagen, für passive und aktive Bewegungen und für die bei letzteren zu überwindenden Widerstände. Gewöhnlich ist mit einer solchen Störung auch eine Abnahme der Hautsensibilität und des Lokalisationsvermögens verbunden. Die genannten Störungen treten hauptsächlich dann auf, wenn die gegen den Sulcus centralis abfallenden Ränder der vorderen Zentralwindung und die Rindenteile in der Tiefe der Furche von der Läsion ergriffen sind. Sie können endlich für sich allein, d. h. ohne motorische Störung vorhanden sein, wenn die Läsion nur die hintere Zentralwindung betrifft. Man hat hieraus geschlossen, daß die hintere Zentralwindung und der anstoßende Rand der vorderen ein Endigungsgebiet für afferente Bahnen aus den Bewegungsorganen und der Haut darstellen, eine Folgerung, die durch die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung betätigt worden ist, s. u. S. 290. Man pflegt dieses Rindengebiet als Körperfühlsphäre zu bezeichnen.

Ein zweites Gebiet, das zu einem Ausfall rezeptorischer Fähigkeiten führt, ist die Gegend an der Spitze und auf der medialen Fläche des Hinterhauptlappens, die sog. Sehsphäre. Läsionen derselben führen zu Defekten im Gesichtsfeld und zwar stets beider Augen. Ist

z. B. der Herd in der linken Sehsphäre gelegen, so findet man Abnahme oder Verlust des Sehvermögens in der linken Hälfte beider Netzhäute (d. h. in der rechten Hälfte der beiden Gesichtsfelder). Man spricht von einer gleichseitigen Hemiamblyopie, wenn es sich nur um eine Schwächung des Sehvermögens, von Hemianopsie, wenn es sich um eine Aufhebung desselben handelt. Der Grad der Störung hängt von der Größe des Rindendefektes ab. Geringere Störungen verschwinden nach einiger Zeit spurlos. Die Gegend der Macula lutea bleibt in der Regel funktionstüchtig, solange die Läsion eine einseitige ist. Man nimmt daher an, daß der zentrale Teil jeder Netzhaut mit beiden Hinterhauptslappen in Verbindung steht. Die Vorstellungen, die man sich auf Grund der aufgezählten Erfahrungen über den Faserverlauf von der Netzhaut zur Hirnrinde gebildet hat, werden durch Fig. 59 schematisch dargestellt.

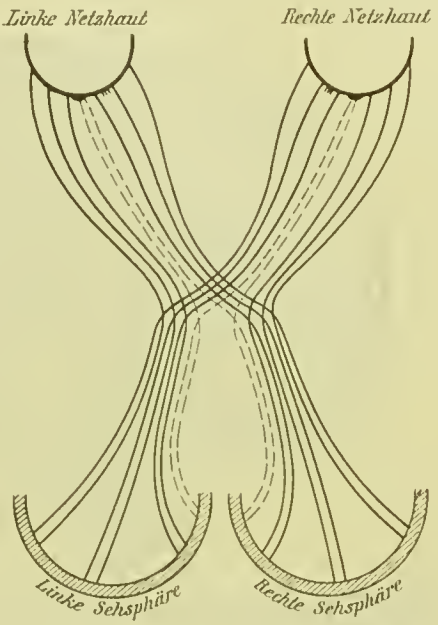


Fig. 59. Schematische Darstellung des vermutlichen Verlaufs der Leitungsbahnen zwischen den Netzhäuten und den Sehsphären der Hirnrinde. Nach E. A. Schäfer, Textbook II. 756 (1900).

Sehstörungen ähnlicher Art, wie die beschriebenen, treten auch auf bei Verletzung des frontalen Rindenfeldes für Augenbewegungen. Sehr merkwürdig ist die Erfahrung, daß eine Amblyopie, welche durch Verletzung des genannten motorischen Feldes hervorgerufen ist (beim Hunde) nach ihrer Ausheilung, d. h. nach dem Schwinden der Symptome nicht von neuem auftritt, wenn nunmehr eine Läsion der Sehsphäre der gleichen Seite gesetzt wird (Exner, 1905, Z. f. Ps. **36**, 194). Nach der Auffassung dieses Autors hat die erste Läsion bereits zu einer Minderwertigkeit der Eindrücke der entsprechenden Netzhauthälften und zu einer Vernachlässigung derselben geführt, welche durch die zweite Verletzung nicht mehr wesentlich gesteigert werden konnte.

Als Hörsphäre wird auf Grund klinischer Erfahrungen die Insel nebst den angrenzenden Teilen des Schläfen- und Stirnlappens in Anspruch genommen; als Riechsphäre die Gyri uncinatus und hippocampi. Die Lage der Schmecksphäre ist noch zweifelhaft.

Die Zuteilung bestimmter Rindengebiete an die ins Gehirn eindringenden afferenten Bahnen wird gestützt durch die histologischen

Befunde über die Art der Markentwickelung. Flechsig (Die Leitungsbahnen, Leipzig 1876; Ber. Ges. d. Wiss., Leipzig 1904) hat gezeigt, daß die Nervenfasern der Leitungsbahnen ihre Markscheiden nicht gleichzeitig, sondern in einer bestimmten zeitlichen Folge zur Ausreifung bringen, wobei der Prozeß von dem Zelleib gegen die Peripherie fortschreitet. Man vgl. die Figg. 60 und 61, in welchen die zeitliche Folge der Markentwickelung der Zahlenreihe 1—36 entspricht. Die ersten markhaltigen Fasern zeigen sich im Anschluß an den Tractus olfactorius in der Lamina perforata anterior, dem Trigonum olfactorium und wenig

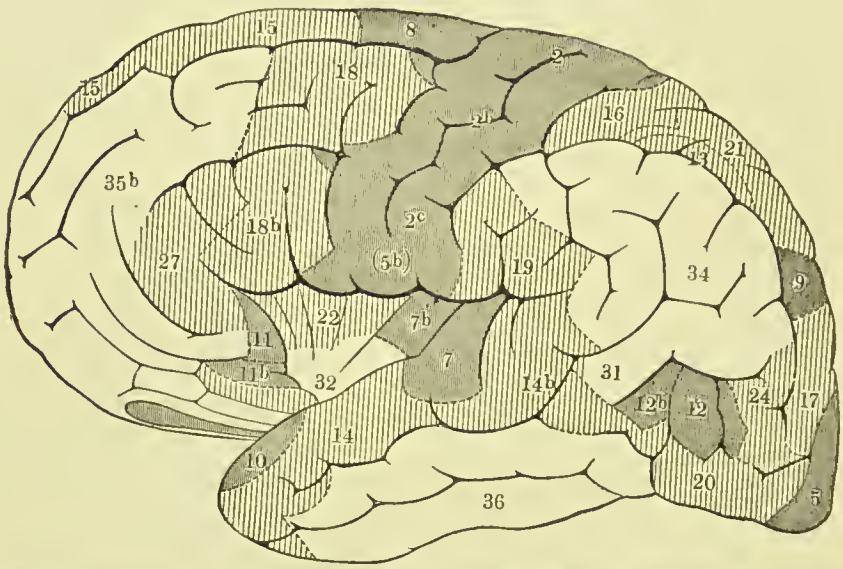


Fig. 60. Chronologische, myelogenetische Gliederung der menschlichen Hirnrinde nach Flechsig. Außenfläche der linken Hemisphäre. Primordialgebiete (1—12) dunkel, Intermediärgebiete (13—28) licht schraffiert, Terminalgebiete (29—36) unschraffiert (Vgl. Tschermak 1909 in Handb. d. P. 4, 130).

später im Unkus des Gyrus hippocampi (Feld 1 und 4, Fig. 61). Die zweite, in die Markentwickelung eintretende Bahn, ist die aus dem Rückenmark bezw. aus den Hinterstrangkernen emporsteigende Schleife, die sich über den Sehhügel in die Zentralwindungen, besonders in die hintere und in den Lobulus paracentralis verfolgen läßt (Feld 2 in Figg. 60 und 61). Sehr bald folgt nach die Sehstrahlung, die sich vom Tractus opticus durch den äußeren Kniehöcker, das Pulvinar und den vorderen Vierhügel in den Hinterhauptslappen, speziell in das als Sehsphäre bezeichnete Gebiet einsenkt (Feld 5). Das Feld der Hörsphäre (Feld 7), dessen Verbindung mit dem N. cochlearis über hinteren Vierhügel und inneren Kniehöcker sichergestellt ist, einige Felder an der lateralen Fläche des Stirn- und Hinterhauptlappens, sowie der

Pol des Schläfelappens, schließen die Reihe der Hirnteile, welche bis zum Ende des Fetallebens markhaltig werden. Flechsig faßt dieselben als Primordialgebiete zusammen. An sie schließen sich bis zum Ende des ersten extrauterinen Lebensmonats, die mit den Zahlen 13—28 bezeichneten Intermediärgebiete, während die noch ausstehenden, mit den Zahlen 29—36 bezeichneten Terminalgebiete erst später, zum Teil nach Jahren ausreifen.

Der myelogenetischen oder entwickelungsgeschichtlichen Ungleichartigkeit der Hirnoberfläche entsprechen ferner anatomische Verschieden-

Fig. 61. Chronologische myelogenetische Gliederung der menschlichen Hirnrinde nach Flechsig. Innenfläche der rechten Hemisphäre. Schraffierung siehe Fig. 60.

heiten im Bau der Rinde und ungleiche Beziehungen zu den Fasermassen der weißen Substanz. Die Verschiedenheiten im Bau der Rinde betreffen die Zahl und Mächtigkeit der Schichten, die Größe, Zahl und Anordnung der Zellen und die Art ihrer Verbindung. Sie sind besonders in den Rindengebieten der Sinnessphären sehr auffällig. Es sei hier nur kurz auf die Riesenzellen der vorderen Zentralwindung, an die Vielschichtigkeit und den Vicq d'Azyr'schen Streifen in der Gegend der Sehsphäre, an die Schichtenarmut der Rinde und die eigentümliche Gestalt der Pyramidenzellen im Unkus und Gyrus hippocampi (Riechsphäre) erinnert. Bezüglich genauerer Einzelheiten sei auf die Studien über die Hirnrinde von Ramon y Cajal, Leipzig, 1900—1903; Campbell, 1904, Proc. R. S. 72, 488 und Flechsig a. a. O. verwiesen.

Ein durchgreifender Unterschied ist ferner bezüglich der Faserverbindungen nachgewiesen worden, indem die zuerst ausreifenden

(Primordial-) Gebiete reichliche Verbindungen mit dem Stabkranz (afferente und efferente) eingehen, während die Intermediär- und Terminalgebiete vorwiegend durch Binnenfasern unter sich und mit den Primordialgebieten in Verbindung stehen. Die Binnenfasern verlaufen als Tangentialfasern im Rindengrau oder als sog. Assoziationsfasern im Mark der Hemisphäre. Sie schlagen Verbindungen sowohl zwischen den Rindenteilen einer Hemisphäre als, auf dem Wege des Balkens, zur anderen Hemisphäre.

Die anatomische Untersuchung führt demnach genau so wie das physiologische Experiment und die klinische Beobachtung zu der Erkenntnis, daß nur beschränkte Gebiete der Hirnrinde mit den tieferen Teilen des Nervensystems durch afferente und efferente Fasern in unmittelbarer Verbindung stehen. Diese Gebiete werden daher von den von außen kommenden Erregungen in erster Linie betroffen und von hier müssen die Antriebe an die effektorischen Organe hinausgehen. Alle übrigen Teile der Rinde können nur der Verarbeitung der gesetzten Erregungen dienen. In dieser Richtung hat namentlich die psychologisch-klinische Beobachtung im Verein mit der pathologisch-anatomischen Untersuchung der Sprach-, Schreib- und Lesestörungen wichtige Aufschlüsse gebracht über die Art, wie die Sinneseindrücke kombiniert, gedeutet und verwertet werden und welche Gehirnteile dabei beteiligt sind. Man hat eine motorische, akustische und optische Aphasie unterscheiden gelernt und sie mit Läsionen bestimmter Felder des Stirnhirns der Insel des Schläfe- und Hinterhauptlappens in Beziehung setzen können. Daß es sich bei diesen Leistungen um ganz etwas anderes handelt als bei der Tätigkeit der Stabkranzgebiete, geht schon aus der Einseitigkeit der Lokalisation (meist linke Hemisphäre) bei vollkommener Symmetrie der motorischen Ausfallserscheinungen hervor. Psychologisch ist die Sonderstellung dadurch gekennzeichnet, daß nach Läsionen in den bezeichneten Gebieten Symptome auftreten, welche als mangelhafte oder fehlende Erinnerung an die Bedeutung bisher gewohnter Reize aufgefaßt werden müssen. Der Versuch weiterer Zergliederung der klinischen Symptome scheitert meist an der Schwierigkeit der psychologischen Analyse. Jeder Fortschritt in der Erkenntnis des normalen Seelenlebens wird daher auch der Gehirnphysiologie zugute kommen.

Dreizehnter Teil.

Die Leistungen der Sinne, I. Hälfte.

Die Sinnesphysiologie benützt Versuchseinrichtungen, durch welche bestimmte psychische Zustände herbeigeführt werden sollen, zu dem Zwecke Aufschluß zu erhalten über die nebenher gehenden physiologischen (zerebralen oder psychophysischen) Vorgänge. Der Absicht liegt die Voraussetzung zugrunde, daß jedem psychischen Vorgang ein physiologischer entspricht, daß jede Änderung des ersteren von einer Änderung des letzteren begleitet ist und daß gleiche psychische Zustände nur bei gleichen physiologischen gegeben sein können. Diesen Sätzen kommt kraft tausendfältiger Erfahrung ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit zu. Sie gestatten aber keine Umkehrung, insbesondere läßt sich nicht behaupten, daß jedem physiologischen Vorgang auch ein psychischer entsprechen müsse. Entgegen dem innerhalb der Lebensdauer ununterbrochenen Ablauf der physiologischen Vorgänge treten die psychischen nur zeitweilig auf; sie erleiden durch Schlaf, Narkose etc. Unterbrechungen, so daß wohl der Anschein entstehen kann, als ob sie von den physiologischen abhängig seien. In der Willenshandlung wiederum tritt Bewegung auf, scheinbar als Folge psychischer Geschehnisse. Eine solche gegenseitige Abhängigkeit wäre aber nur möglich, wenn die psychischen Vorgänge Glieder des kausal bestimmten Naturgeschehens sind, was der inneren Erfahrung zuwider läuft. Für die physiologische Betrachtung können daher die Zwischenglieder zwischen der sinnlichen Erregung und der schließlich auftretenden Bewegung nur in einer Reihe mehr oder weniger verwickelter Gehirnprozesse bestehen, welche letztere in nicht weiter erklärbarer Weise mit Empfindungen, Gefühlen und Strebungen verknüpft sind.

Die sinnesphysiologischen Untersuchungen befassen sich hauptsächlich mit jenen psychischen Vorgängen, die sich am leichtesten

in vorausbestimmbarer Weise hervorrufen lassen: mit den Empfindungen und den aus ihnen hervorgehenden Wahrnehmungen. Empfindungen entstehen, wenn gewisse Anstöße, sog. Reize, auf die Sinnesorgane einwirken. Sie können aber auch aus inneren Ursachen entstehen, wenn die Sinnesorgane, die von ihnen zum Gehirn ziehenden Nerven oder das Gehirn selbst aus irgend einem Grunde in den erregten Zustand geraten. Die Empfindung ist also zunächst ein Zeichen für die stattfindende Erregung, für irgendwelche Eigenschaften äußerer Objekte nur insofern, als diese imstande sind Erregung hervorzurufen. Der menschliche Körper bietet den Reizen Oberflächen, sog. Sinnesflächen dar, in welche Sinnesorgane von mikroskopischer Kleinheit eingelassen sind. Diese elementaren Sinnesorgane sind von sehr verschiedener Beschaffenheit und ungleicher Verteilung. Die Sinneswerkzeuge, wie das Auge oder das Ohr sind durch eine besonders dichte Anhäufung gleichartiger Sinnesorgane ausgezeichnet.

Der Modus der Empfindung (vgl. Joh. Müller, 1840, Handb. der Physiol. II, 249) ist für jedes Sinnesorgan im allgemeinen ein anderer, auch wenn derselbe Reiz wirksam ist.

Zieht man z. B. den Dampf des Chloroforms in die Nase auf, so hat man eine diesem Stoffe eigentümliche Geruchsempfindung. Gießt man den Dampf in den unteren Teil der gegen den Schlund verschlossenen Nasenhöhle, so stellen sich die Empfindungen des Brennens und der Kälte oder Kühle ein. In die geschlossene Mundhöhle eingebracht, bewirkt er eine intensive Süßempfindung, an die sich bald Kühle und starkes Brennen anschließen. Auf der äußeren Haut entsteht durch Aufpinseln von Chloroform sehr lang anhaltendes Brennen, dessen Heftigkeit je nach der Zartheit der gewählten Hautstelle verschieden ist. Unerträgliches Brennen erregen schon geringe Mengen von Chloroformdampf im Auge.

In einigen Beziehungen ähnlich, in anderen verschieden, wirkt Ätherdampf. Der Geruch ist wieder ein besonderer, diesem Stoffe eigentümlicher, das Brennen und die Kälteempfindung auf der Haut und den Schleimhäuten viel schwächer (von Verdunstungskälte wird hier abgesehen) und nur auf dem Auge heftig. Im Munde entsteht nebenbei eine starke Bitterempfindung. Man vergleiche hierzu Rollet, 1899, A. g. P. 74, 383.

Verwendet man zur Reizung Kohlensäure, so fehlt die Geruchsempfindung, in der Nase entsteht ein Gefühl von Brennen und Kriebeln, im Munde eine deutliche Sauerempfindung und daneben namentlich in der Nähe der Lippen die Empfindung der Wärme. Die äußere Haut ist für das Gas nicht empfindlich, auf das Auge gebracht, wirkt es brennend.

Diese Versuche zeigen, daß ein und derselbe chemische Reiz, je nach der gewählten Sinnesfläche verschiedene Empfindungen hervorruft, daß manche Flächen Empfindungen geben, die den anderen fehlen, während gewisse Empfindungen, wie das Brennen, fast überall auszulösen sind. Endlich gibt eine Sinnesfläche anscheinend gleichartiger Struktur, wie die Mundschleimhaut, nicht eine sondern verschiedene Arten von Empfindungen. Es ist also wahrscheinlich, daß in ihr verschiedenartige elementare Sinnesorgane eingebettet liegen, die sich zum Teil nur im Munde und den benachbarten Schleimhäuten finden (die Geschmacksorgane), zum Teil eine sehr allgemeine Verbreitung besitzen) (die schmerzempfindenden Organe). Dieser Erklärung liegt die Annahme zugrunde, daß jedes elementare Sinnesorgan nur einerlei Art von Empfindungen hervorrufen kann, die sich zwar in ihrer Stärke, nicht aber in ihrer Qualität voneinander unterscheiden.

Die Sinnesempfindungen der Haut.

Sollen die durch die Sinnesorgane der Haut vermittelten Empfindungen und Wahrnehmungen möglichst rein zur Darstellung gelangen, so muß die Mitwirkung der Organe in den darunterliegenden Geweben, des sog. propriozeptiven Systems (s. o. S. 270), ausgeschlossen werden. Hierzu bedarf es vor allem der Fixierung der zu untersuchenden Hautfläche; denn die rezeptiven Nerven der Bewegungsorgane zeichnen sich durch große Empfindlichkeit gegen geringe Verschiebungen aus. Helfen diese mit, so entsteht das sog. aktive Tasten, dessen Wahrnehmungen reichhaltiger sind, als die des passiven, bei welchem die erregenden Körper auf die ruhende Hautfläche wirken.

Indessen sind auch beim passiven Tasten die möglichen Aussagen noch sehr mannigfaltig. Sie betreffen Größe, Form und Volum, das absolute und spezifische Gewicht, die Oberflächenbeschaffenheit, den Aggregatzustand, Elastizität, Temperatur und andere Eigenschaften der erregenden Objekte. Außer diesen Empfindungskomplexen gibt es weitere, welche nicht auf äußere Objekte, sondern auf den eigenen Körper bezogen zu werden pflegen, wie Kitzel, Wollust, Jucken, Schauder usw.

Es ist nicht schwer zu bemerken, daß in den objektiven Aussagen gewisse Bestandteile stets wiederkehren und nur in verschiedener Verbindung auftreten und es ist möglich auf Grund dieser Tatsache diejenigen Bestandteile zu erschließen, welche als nicht weiter zerlegbare Elemente in den Aussagen vorhanden sind. Die Analyse ist besonders dann eine sichere, wenn es gelingt, einzelne der Elemente auf experimentellem Wege besonders herauszuheben und ihrer Intensität nach

abzustufen. Auf diese Weise läßt sich feststellen, daß in den objektiven Aussagen lediglich die Empfindungen der Kälte, der Wärme, des Drucks und des Schmerzes, sowie ihre räumlichen und zeitlichen Unterschiede enthalten sind.

Die nicht so sicher auf experimentellem Wege hervorzurufenden und abzustufenden, daher auch nicht so leicht beobachtbaren, subjektiven Empfindungskomplexe, zu denen außer den oben aufgeführten auch manche Formen schmerzhafter Empfindungen gehören, sind einer Analyse viel schwerer zugänglich. Doch läßt sich zeigen, daß manche derselben sicher nicht reine Hautempfindungen sind, indem auch Erregungen aus tieferen Teilen insbes. aus den Bewegungsapparaten sich hinzu mischen. Dies gilt wohl sicher von der Empfindung der Wollust und in ziemlich leicht demonstrierbarer Weise von dem Schauder. Zunächst ist das Auftreten der Gänschaut mit eigentümlichen Empfindungen verknüpft, welche zum Teil von den gestellten Haarbälgen, zu einem anderen Teile aber vielleicht direkt von den kontrahierten arrectores pilorum ausgehen. Dann ist die Gefäßkontraktion ein sehr wesentlicher Faktor in der genannten Mischempfindung. Endlich kommt der gesteigerte Tonus der Skelettmuskulatur in Betracht, der sich namentlich bei kalten Übergießungen bemerklich macht.

Temperaturempfindungen.

Stellte die Haut eine Fläche dar mit nur einer Art von Sinnesorganen, so müßte man erwarten, daß jene Bezirke, welche wie die Fingerspitzen für Druckreize die größte Empfindlichkeit besitzen, auch zur Wahrnehmung von Temperaturreizen besonders befähigt sind. Dieser Folgerung widerspricht die tägliche Erfahrung. Jedermann ist geläufig, daß die Gesichtshaut und der Rumpf viel lebhaftere Temperaturempfindungen besitzen als die Extremitäten, namentlich die distalen Teile derselben. Füllt man zwei Kölbchen mit Wasser von bzw. 25 und 30° C, so werden sie bei Berührung mit den Fingerspitzen kaum als verschieden temperiert erkannt, während der Unterschied sehr auffallend ist bei Berührung mit dem Augenlid oder dem Mundwinkel. Daß das verschiedene Verhalten nicht allein durch die ungleiche Dicke der Epidermis bedingt ist, geht daraus hervor, daß auch durch die dünne Haut des Handgelenks der Unterschied viel schlechter wahrgenommen wird. Kleine metallene Körper von Lufttemperatur können der Haut nur sehr wenig Wärme entziehen und sind daher für viele Hautstellen indifferent. Am Augenlid oder auf den Lippen werden sie dagegen deutlich als kühl erkannt.

Benützt man zur thermischen Reizung der Haut kleinflächige kalte oder warme Körper, so läßt sich schon bei der flüchtigsten Unter-

suchung beobachten, daß die entsprechenden Empfindungen nicht auf jedem Flächenelemente der Haut auslösbar sind. Es sind immer nur vereinzelte Orte, an denen die Temperaturempfindung auftritt. Blix (1884, Z. f. B. 20, 141), der auf dieses Verhalten zuerst aufmerksam geworden ist, bemerkte auch, daß Kälte- und Wärmereize nicht an denselben Orten wirksam werden. Man muß daher in bezug auf die thermische Reizbarkeit drei verschiedene Arten von Flächenelementen der Haut unterscheiden: 1. unempfindliche, 2. für Kälte und 3. für Wärme empfindliche. Letztere sind immer in der Minderzahl. Blix nannte die Flächenelemente der zweiten Art Kaltpunkte, die der dritten Art Warmpunkte. Die Bezeichnung „Punkte" ist insofern zulässig, als man an ihnen die betreffenden Empfindungen mit dem Kopfe einer Stecknadel und selbst noch kleineren Reizflächen hervorrufen kann. Durch eine geringe Verschiebung wird der Reiz unwirksam. Es handelt sich also jedenfalls um Sinnesorgane von winziger Größe. Nur an Hautstellen mit dicker Epidermis gelingt der Nachweis von „Punkten" nicht, während die örtlich ungleiche Empfindlichkeit auch dort nachweisbar bleibt.

Bestimmt man für eine größere Hautfläche die Lage und Zahl der empfindlichen Punkte, so zeigt sich, daß diese nach beliebigen Zwischenzeiten immer wieder aufzufinden sind. Es kann daher nicht zweifelhaft sein, daß es sich um feste anatomische Strukturen handelt, d. h. um Endigungen zentripetaler Nerven, welche der Haut die Fähigkeit zur Temperaturempfindung verleihen, und deren Projektion auf die Hautoberfläche durch die experimentell bestimmten Warm- und Kaltpunkte dargestellt wird. Thunberg hat durch interessante Versuche mit thermischen Reizen von kurzer Wirkungszeit es sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Organe der Kaltpunkte näher der Oberfläche liegen als die der Warmpunkte (1901, Skand. Arch. 11, 382).

Bestimmungen der Dichte dieser Gebilde sind an einer größeren Zahl von Hautflächen von Sommer durchgeführt worden (Würzb. Sitzb. 1900, 63). Er fand für die Kaltpunkte eine mittlere Dichte von 13 im cm^2, was für die ganze Körperoberfläche die Zahl von 250 000 ergibt. Dagegen fand er für die Warmpunkte eine mittlere Dichte von 1,5 im cm^2 oder rund 30 000 für den ganzen Körper.

Die Verteilung der temperaturempfindlichen Apparate über die Haut ist eine sehr ungleichmäßige. Selten liegen sie ganz vereinzelt, meist in Gruppen zusammen, so daß zwischen den Gruppen Lücken, zuweilen bis zu 1 cm^2 Größe entstehen, in denen die Wärme- oder Kälteempfindung oder beide fehlen. An manchen Hautstellen von guter oder sogar hervorragender Kälteempfindlichkeit tritt die Wärmeempfindung sehr zurück oder fehlt ganz. Dahin gehört die Bindehaut und Hornhaut des Auges (nur der Rand der Hornhaut ist kaltempfindend),

die Eichel des männlichen Gliedes, die Brustwarze. Eine überwiegende Kälteempfindung haben auch die Schleimhäute des Mundes und der Nase. Die übrigen Schleimhäute entbehren zumeist jeder Temperaturempfindung, wie von der Schleimhaut des Magens und Darmes seit langem bekannt ist (vgl. E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl, Leipzig, 1851, S. 45 ff).

Die oben ausgesprochene Vermutung der Ungleichartigkeit scheinbar homogener Sinnesflächen hat sich demnach bezüglich der Erregbarkeit der Haut durch Temperaturen durchaus bestätigt. Man wird daher auch die Erfahrung, daß in der Mundhöhle Chloroformdampf kalt, Kohlensäure warm empfunden wird, auf die Reizung verschiedener Nervenenden beziehen.

Nach Feststellung der Verteilung der temperaturempfindlichen Organe über die Haut ist man ferner in der Lage, die zweite der oben aufgestellten Thesen zu prüfen, nach welcher bei Reizung bestimmter Strukturelemente innerhalb einer Sinnesfläche die ausgelösten Empfindungen nur noch quantitativ oder intensiv, aber nicht mehr qualitativ verschieden sein sollen. Auch diese Annahme bestätigt sich für die temperaturempfindlichen Elemente der Haut in vollem Maße. Sie sind, wie Blix (a. a. O. 146) und Goldscheider, (A. f. P. 1885, Suppl. 12) gezeigt haben, neben der thermischen auch der elektrischen und mechanischen Erregung zugänglich und liefern stets nur die ihnen eigentümlichen Empfindungen. Endlich reagieren die Kältepunkte auch auf Temperaturen über 45 ° mit der Empfindung „kalt". Es ist dies die sog. paradoxe Kälteempfindung (v. Frey, Leipz. Ber., 4. März 1895). Aus ihr erklären sich jene Fälle von „perverser" Temperaturempfindung, in welchen alle thermischen Reize als kalt bezeichnet werden (vgl. Alrutz, 1906, Skand. Arch. 18, 166).

Physikalische und physiologische Temperaturskalen. Im physikalischen Sinne bildet die Reihe der verschiedenen Temperaturen eine einfach ausgedehnte Mannigfaltigkeit. Man kann von einer Temperatur a zu einer anderen b immer nur auf einerlei Art, d. h. durch alle zwischenliegenden gelangen. Hat man sich über den Nullpunkt der Skala und die Größe der Maßeinheit geeinigt, so ist durch die Angabe des Grades die Temperatur eindeutig bestimmt. Für die physikalische Temperaturmessung ist daher die Unterscheidung von kalten oder negativen und warmen oder positiven Temperaturen ohne innere Bedeutung und nur ein historisches Überbleibsel der ursprünglich physiologischen Temperaturmessung. Dies findet auch seinen Ausdruck in der willkürlichen Normierung des physikalischen Nullpunktes, der entweder gleich der Schmelztemperatur des Eises oder 17,8 bzw. 273 ° (des hundertteiligen Thermometers) tiefer gelegt wird.

Die Temperaturempfindungen zeigen dagegen eine größere Mannigfaltigkeit. Kälte- und Wärmeempfindung können jede für sich oder auch zusammen in verschiedener Stärke erregt werden; endlich tritt unter gewissen Umständen noch der Temperatursehmerz hinzu. Daß die letztere Empfindung nicht von den Temperaturpunkten der Haut ausgeht, läßt sich am besten in der Weise zeigen, daß man mittelst einer passend abgeblendeten Sammellinse ein Sonnenbildchen auf der Haut entwirft. Fällt das Bildchen auf einen Wärmepunkt, so entsteht die Empfindung der Wärme, fällt es auf ein der Temperaturempfindung nicht fähiges Flächenelement, so fehlt bei schwacher Bestrahlung jede Empfindung, bei starker Bestrahlung tritt Sehmerz auf. Die Sehmerzlosigkeit oder Analgesie der Temperaturpunkte wurde zuerst von Goldscheider beobachtet (a. a. O. 18). Läßt man endlich das Sonnenbildchen auf einen Kältepunkt fallen, so tritt die bereits erwähnte paradoxe Kälteempfindung ein. Temperaturen, welche Wärme- und Kältepunkte erregen, bezeichnet man als heiß (Alrutz, 1901, Sk. A. 10, 340).

Es gibt folglich in der Haut drei verschiedene nervöse Gebilde, die durch hohe Temperaturen erregt werden können und bei großflächiger Reizung auch gleichzeitig in Tätigkeit treten. Sehmerzempfindungen können ferner durch tiefe Temperaturen, z. B. durch die des sehmelzenden Eises, zustande kommen. Man nennt solche Temperaturen sehneidend, beißend oder brennend kalt. Hierbei werden zwei nervöse Apparate gleichzeitig in Tätigkeit gesetzt.

Die sprachlichen Bezeichnungen für die Temperaturempfindungen tragen dieser Mannigfaltigkeit in folgender Weise Rechnung:

	Wärmenerven	Kältenerven	Sehmerznerven
Sehneidend oder beißend kalt	○	+	+
Kalt	○	+	○
Kühl	○	+	○
Indifferent	○	○	○
Lau	+	○	○
Warm	+	○	○
Heiß	+	+	○
Brennend heiß	+	+	+

Das Zeichen + bedeutet Erregung, ○ Erregungslosigkeit.

Man kann auch versuchen, die Erregungsgrößen zur Darstellung zu bringen, mit der die einzelnen Komponenten je nach der Temperatur an der einfachen oder Mischempfindung vermutungsweise beteiligt sind. Dies ist in Fig. 62 (S. 300) geschehen, wo über den der Temperatur proportionalen Abszissen die Erregungsgrößen als Ordinaten aufgetragen sind. Der Indifferenzpunkt, d. h. die Temperatur, bei der alle drei Apparate in Ruhe sind, ist willkürlich auf 33 ° angesetzt. Bei steigender

Temperatur treten zuerst die Wärmenerven, dann die Kältenerven, schließlich die Schmerznerven in die Erregung ein. Die Erregungsgröße der letzteren übersteigt bald die der beiden anderen, wie aus der vordringenden Stärke der Schmerzempfindung geschlossen werden muß. Kommt es infolge der Einwirkung sehr hoher Temperaturen zur Zerstörung des Gewebes, so gehen anscheinend die spezifischen Temperaturempfindungen verloren, während der Schmerz, wie Brandwunden lehren, bestehen bleibt.

Sinkt die Temperatur unter den Indifferenzpunkt herab, so tritt die Erregung der Kältenerven für ein größeres Temperatur-Intervall allein auf; erst nahe dem Nullpunkt des Thermometers tritt Schmerz hinzu, ebenfalls mit sinkender Temperatur rasch an Stärke zunehmend. Geht die Temperatur so tief herab, daß das Gewebe gefriert, so hört alle Empfindung auf, um beim Auftauen wieder zurückzukommen.

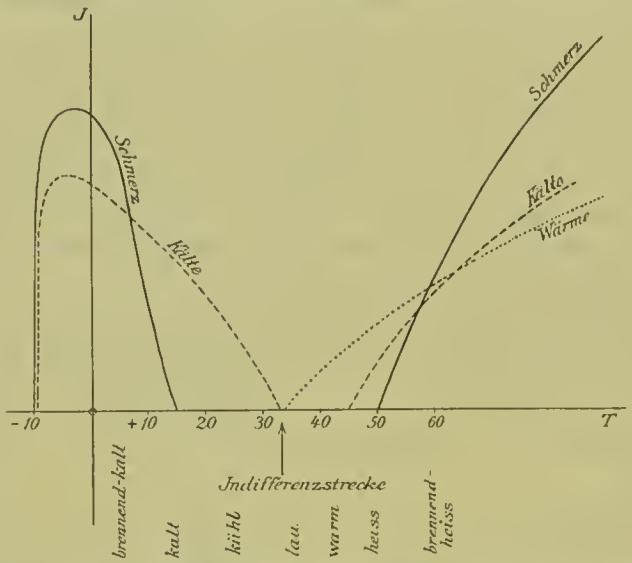


Fig. 62. Schematische Darstellung der Erregungsgrößen J, mit der die drei temperaturempfindlichen Sinnesapparate der Haut bei verschiedenen Temperaturen T in Tätigkeit treten.

Anstatt von einem Indifferenzpunkt oder einem physiologischen Nullpunkt zu sprechen, würde man richtiger von einer Indifferenzstrecke oder einer Ruhebreite sprechen, denn es gibt zweifellos ein kleines, bis zu 0,5° betragendes Intervall, in welchem weder Wärme noch Kälte empfunden wird (vgl. Leegaard, 1891, D. A. f. kl. Med. 48, 214).

Eigentümlich ist die veränderliche Lage der Indifferenzstrecke. Indem die Temperatur der Haut mit der äußeren sinkt oder steigt, ändert sich innerhalb gewisser Grenzen auch die Lage der indifferenten Strecke. Damit ist gesagt, daß keine der angeführten

physiologischen Temperatur-Bezeichnungen einem bestimmten physikalischen Temperaturgrad entspricht. Je nach der Lage der Indifferenzstrecke kann eine gegebene Temperatur kalt oder warm oder indifferent erscheinen. Beispiele sind hierfür leicht zu finden. Die Eigentemperatur der Haut und damit die Lage der Indifferenzstrecke hängt von der Außentemperatur und von dem Blutreichtum der Haut ab. Die Vola der Hand ist als die blutreichere und gegen Ausstrahlung geschütztere Fläche wärmer als der Handrücken. Die Temperaturdifferenz wird aber erst gefühlt, wenn man die Volarfläche der einen Hand auf den Rücken der anderen legt.

In besonders schlagender Weise zeigt sich die Einstellung bei dem sog. Drei-Schalenversuch. Drei Gefäße werden mit Wasser von etwa 25, 30 und 35 ° gefüllt. Die Fingerspitzen der beiden Hände werden zunächst in die beiden äußeren Gefäße gesteckt, bis die anfangs starken Temperaturempfindungen deutlich nachgelassen haben. Bringt man nun die Finger in das mittlere Gefäß, so erscheint die Temperatur von 30 ° der einen Hand warm, der anderen kalt.

Die Umstimmung der Temperaturnerven der Haut durch die Umgebungstemperatur darf nicht als eine Ermüdungserscheinung aufgefaßt werden, denn die Erregbarkeit leidet hierdurch in keiner Weise. Ein Verständnis dieses Vorganges wird erst aus einer Theorie der Temperaturerregung erwachsen, die gegenwärtig noch aussteht. Man kann nur sagen, daß alle Veränderungen, durch welche die Temperatur einer im thermischen Sinne ruhenden Hautfläche herabgesetzt wird (sei dies ein Sinken der Außentemperatur, Verdunstung von der Haut, oder Abnahme des Blutstromes in ihr) die Empfindung der Kälte, die entgegengesetzte Änderung die Empfindung der Wärme hervorruft, vgl. Hering, 1877, Wiener Sitzungsber. 75, III. Die Empfindungen sind um so deutlicher, je stärker die Temperaturänderung ist, je rascher sie erfolgt (z. B. durch Metalle entsprechend ihrem großen Wärmeleitungsvermögen) und je größer die Hautfläche ist, auf die eingewirkt wird. E. H. Weber a. a. O. 94 und 97.

Druckempfindungen.

Die Analyse der durch die Haut vermittelten Wahrnehmungen ergibt, daß die Empfindung des Druckes so gut wie die der Wärme und Kälte zu den einfachen, nicht weiter zerlegbaren zu rechnen ist. Aussagen über Größe, Form, Gewicht und Oberflächenbeschaffenheit der Objekte können ganz unabhängig von ihrer Temperatur gemacht werden. Die Angabe von E. H. Weber (a. a. O. 44), daß von zwei gleichen auf die Haut gelegten Gewichten das kältere schwerer erscheint, läßt sich wohl aus einer Irreführung des Urteils erklären, in-

dem das sehr stark unter 0° abgekühlte Gewicht den Schluß auf eine größere Metallmasse nahelegt.

Es ist schon oben erwähnt worden, daß die größte Empfindlichkeit für Temperatur-Reize nicht mit den Orten größter Tastempfindlichkeit zusammenfällt. Eine messende Vergleichung der Tastempfindlichkeit verschiedener Hautflächen ist aber durchaus nicht leicht. Die Aufgabe der gleichmäßigen Belastung der überall gekrümmten Oberfläche der menschlichen Haut wird am besten durch Flüssigkeitsdruck erfüllt. Die Erfahrung lehrt jedoch, daß solcher Druck nicht gefühlt wird. Bringt man einen Körperteil in eine Tiefe von 1 m unter Wasser oder 7,6 cm tief unter Quecksilber, so wird der dann wirkende Druck von 1/10 Atm. nicht wahrgenommen. Setzt man dagegen ein 100 Grammgewicht auf eine möglichst ebene Hautfläche, indem man durch ein zwischengeschobenes Korkplättchen dafür sorgt, daß die gedrückte Fläche genau 1 cm^2 groß ist, so wird der wiederum 1/10 Atm. betragende Druck sehr wohl wahrgenommen.

Es kommt demnach für den physiologischen Effekt nicht nur auf den Druckwert an, sondern auch auf die Zahl der Flächenelemente, auf die der Druck wirkt, und zwar scheint die Wirkung um so günstiger zu sein, je kleiner die gedrückte Fläche ist.

Sehr kleinflächige Reize von meßbarer Wirkung können in der Weise hergestellt werden, daß man ein quergeschnittenes Haar oder eine Borste senkrecht gegen die Haut stößt. Man bestimmt sodann auf der Wage die Kraft, die das Haar hierbei auf die Haut ausübt und erhält durch Division dieser Kraft durch den Querschnitt des Haares den ausgeübten hydrostatischen Druck (von Frey 1896, Leipz. Abhandl. 23, 175).

Unter Anwendung derartiger Reize ist es nicht schwer, zu konstatieren, daß die Zungenspitze, die Lippen und die Fingerspitzen durch ihre hohe Empfindlichkeit gegen mechanische Reize vor den übrigen Körperteilen ausgezeichnet sind (Kiesow, 1904, Z. f. Ps. 35, 234); aber auch für diese gibt es eine Reizschwelle, die überschritten werden muß, wenn Empfindung eintreten soll. Zu den höchst empfindlichen Orten gehört auch die Hornhaut des Auges; die Modalität der Empfindung ist indessen hier eine abweichende und zwar schmerzhafte. Auf sie wird weiter unten einzugehen sein. Es fallen also tatsächlich die Orte größter thermischer Empfindlichkeit nicht zusammen mit den Orten größter taktiler Empfindlichkeit, woraus die Wahrscheinlichkeit entsteht, daß die beiden Empfindungen durch verschiedene Organe vermittelt werden.

Bei Reizung der Haut durch Borsten oder Haare in der eben geschilderten Weise zeigt sich aber auch ein großer Unterschied zwischen

den einzelnen Flächenelementen. Hält man sich in der Nähe der Reizschwelle für die untersuchte Hautfläche, so findet man stets den größten Teil der Fläche unempfindlich und nur einzelne Flächenelemente empfindlich; dieselben werden als Druck- oder Tastpunkte bezeichnet. Sie haben eine unveränderliche, von den Warm- und Kaltpunkten verschiedene Lage und sind zahlreicher wie letztere. Ihre Verteilung über die Fläche ist im Gegensatz zu den Temperaturpunkten eine sehr gleichmäßige. An behaarten Hautstellen liegt an jedem Haar ein Tastpunkt; die Zahl der Haare und Tastpunkte stimmt demnach im allgemeinen überein. Projiziert man den Balg des stets schräg in der Haut steckenden Haares auf die Hautoberfläche, so fällt der Tastpunkt in diese Projektion. Es handelt sich also um einen nervösen Apparat, der zu den Haarbälgen in Beziehung steht. An den nicht behaarten Hautstellen (etwa 5 % der Körperoberfläche) ist die Verteilung eine ähnliche, nicht ganz so regelmäßige und vielfach eine dichtere. Folgende Zahlen mögen als Beispiele dienen:

Dichte der Druckpunkte

Unterschenkel	9— 10	pro cm^2
Oberschenkel	10— 22	,,
Oberarm	7— 16	,,
Unterarm	10— 26	,,
Handgelenk	12— 44	,,
Daumenballen	111—135	,,
Kopfhaut	115—300	,,

v. Frey, a. a. O. 222 u. 235; Kiesow, 1902, in Philos. Stud. 19, 260. Bei Kindern ist entsprechend der kleineren Oberfläche bei gleicher Zahl der Haare die Dichte eine größere.

Einige Flächen sind durch eine sehr geringe Dichte oder das Fehlen der Tastpunkte ausgezeichnet. Zu diesen gehören: die Bindehaut und die Hornhaut des Auges, die Glans penis, besonders die Corona glandis, im Munde die Zahnsubstanz, die vorderen Gaumenbögen, wahrscheinlich größere Flächen der Nasenschleimhaut, die Schleimhaut des Magens und des Darms. Was die letzteren beiden Schleimhautflächen betrifft, so ist das Vorhandensein von zentripetalen, durch mechanische Reize erregbaren Nerven durch die dort auslösbaren Reflexe sichergestellt (vgl. S. 142 u. 155). Empfindungen werden durch dieselben aber nicht vermittelt.

Man kann die von den Tastpunkten ausgelösten Empfindungen je nach ihrer Stärke und dem zeitlichen Verlauf in Berührungs- und Druckempfindungen unterscheiden. Erstere sind schwach und flüchtig. Sie werden namentlich von den behaarten Hautstellen vermittelt. Hier genügen auch sehr schwache Reize zu ihrer Auslösung. Obwohl nämlich die zu den Haarbälgen gehörigen Tastpunkte im allgemeinen weniger

reizbar sind als die der unbehaarten Tastflächen, sofern die Reize die Haut selbst treffen, so können doch durch Vermittlung der Haare noch Reize wirksam werden, die, wie z. B. ein Lufthauch, auf unbehaarten Stellen nicht empfunden werden. In diesen Fällen wirkt das Haar wie ein zweiarmiger Hebel, dessen Drehpunkt im Niveau der Epidermis liegt. Der lange Hebelarm ist außerhalb der Haut und seine Bewegungen werden durch die Übertragung auf den intrakutanen Teil verkleinert, aber entsprechend kräftiger. Es besteht zwischen behaarten und unbehaarten Tastflächen ein ähnlich funktioneller Gegensatz, wie zwischen Zentrum und Peripherie der Netzhaut.

Bedingungen für die Erregung der Druckpunkte.

Es ist oben erwähnt worden, daß ein gegebener Druckwert bei kleiner Fläche wirksamer ist, als bei großer. Dadurch wird wahrscheinlich, daß es überhaupt nicht der Druck ist, der die Reizung verursacht, sondern die in der Nähe des drückenden Körpers auftretende Verzerrung der Haut, bzw. die damit gegebenen Druck- und Zugspannungen im Gewebe. Fig. 63 stellt einen Dickenschnitt durch eine Hautstelle dar, die durch das aufgelegte, in der Figur schraffierte Gewicht niedergedrückt ist. Durch die ausgezogenen Linien sei die Richtung der Zugspannungen und zugleich der Kurven gleichen Druckes, durch die gestrichelten Linien die Richtung der Druckspannungen oder genauer des größten Druckgefälles angezeigt. Man sieht, daß die Änderung des Drucks nach der Tiefe am größten sind an den Kanten des Gewichts, kleiner unterhalb der drückenden Fläche. Wächst die drückende Fläche, so nimmt unter ihr das Druckgefälle ab, bei Verkleinerung der Fläche zu. Da die Wirksamkeit auf die Nerven sich in gleicher Weise ändert, so besteht die Wahrscheinlichkeit, daß die Reizung eine Funktion des Spannungsunterschiedes von Ort zu Ort ist. Allerdings nimmt bei sehr kleinen Flächen (unterhalb 0,5 mm²) die Wirksamkeit eines gegebenen Druckwertes wieder ab; dies läßt sich aber leicht erklären unter der Annahme, daß die empfindlichen Nervenenden nicht an der Oberfläche der Haut (in der Epidermis), sondern etwas tiefer liegen, wie unten noch erörtert werden wird (v. Frey und Kiesow, 1899, Z. f. Ps. 20, 126).

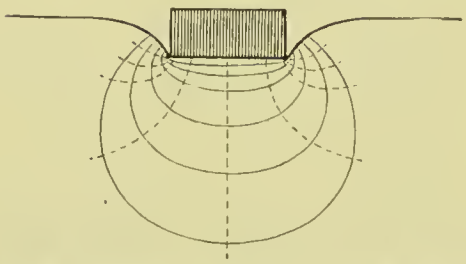


Fig. 63. Deformation einer Hautstelle durch ein aufgelegtes Gewicht (schematischer Dickenschnitt). Kurven der Zugspannungen (ausgezogen) und der Druckspannungen (gestrichelt).

Selbstverständlich muß die Herstellung des reizenden Spannungsunterschiedes mit einer gewissen Raschheit geschehen, wenn eine Wirkung erzielt werden soll (v. Frey, a. a. O. 198). Es ist das eine Forderung, die für alle Nervenreize gilt.

Mit der Annahme, daß der Spannungsunterschied in der Haut oder das Spannungsgefälle die Ursache der Reizung ist, verträgt sich sehr gut die Beobachtung, daß Druck- und Zugreize caeteris paribus gleich gut wirken (v. Frey, 1897, Leipz. Ber. 49, 462 und G. P. Clark, 1898, Americ. J. of P. 1, 346), ferner, daß in der Haut zurückbleibende, den Reiz überdauernde Deformationen, sog. Druckbilder, eine Fortdauer des Reizes vortäuschen können. Hier wird durch die von dem Reize geschaffene Verschiebung der Gewebsflüssigkeit die Rückkehr in die normale Gewebsspannung aufgehalten. Es liegt nahe, die Verschiebung der Gewebsflüssigkeit, ev. unter Eintritt von Konzentrationsänderungen, direkt als Reizursache anzusprechen.

Die Wirkung aller mechanischen Reize verblaßt in kurzer Zeit, um so rascher, je kleiner die Reizfläche ist. Ob es sich hier um eine Ermüdungserscheinung handelt oder, was wahrscheinlicher, um eine Art von Einstellung des nervösen Apparates auf die neuen Spannungsverhältnisse der Haut, kann gegenwärtig noch nicht entschieden werden. Man vergleiche damit die Einstellung der thermischen Indifferenzstrecke.

Die Tastnerven der Haut können ebenso wie die Temperaturnerven elektrisch gereizt werden. Verwendet man als differente Elektrode einen feinen Draht oder einen spitzen Pinsel, so erhält man je nach der gereizten Hautstelle verschiedene Empfindungen: Wärme, Kälte, stechenden Schmerz oder ein eigentümliches Schwirren; letzteres ist auf den Tastpunkten zu erhalten. Die Stromstärken sind für die verschiedenen Empfindungen nahezu gleich. An den behaarten Hautstellen tritt das schmerzhafte Stechen meist schon bei den schwächsten wirksamen Strömen auf, das Schwirren bei etwas stärkeren. Auf den eigentlichen Tastflächen auf Zungen- und Wangenschleimhaut überwiegt das Schwirren. Es ist bei Anwendung von Wechselströmen anhaltend, bei konstanten Strömen rasch abklingend.

Die Unterschieds- und Raumschwelle im Gebiet des Tastsinns.

An die Leistungen des Tastsinns knüpfen sich zwei Fragestellungen, die von großem physiologischen und psychologischen Interesse sind und eine umfangreiche Literatur hervorgerufen haben. Die erste ist gerichtet auf die Bestimmung der Unterschiedsschwelle, die zweite forscht nach dem Ursprung der räumlichen Ordnung der Tastempfindungen. Beide Aufgaben sind zuerst von E. H. Weber in Angriff genommen worden.

Weber ließ Gewichte heben oder er belastete unterstützte Hautstellen durch dieselben und bestimmte das Zusatzgewicht, das nötig war, um eine merkliche Verstärkung der Empfindungen hervorzurufen. Er fand dasselbe von endlicher und wechselnder Größe und zwar um so größer, je schwerer das Ausgangsgewicht war. Es war genauer gesagt nötig, daß das Zusatzgewicht einen bestimmten Bruchteil des Ausgangsgewichtes darstellte. Die beiden Methoden gaben prinzipiell übereinstimmende, in bezug auf den Wert des Bruches aber verschiedene Resultate. Wurden die Gewichte auf die unterstützte Haut gelegt, so mußte das zweite mindestens um $^1/_{30}$ schwerer sein als das erste, wenn es unterschieden werden sollte. Wurden die Gewichte dagegen gehoben, so wurde schon durch einen Zusatz von $^1/_{40}$ des Ausgangsgewichts die Unterschiedsschwelle erreicht. Da im letzteren Falle neben den Tastempfindungen auch Bewegungsempfindungen entstehen, so steht zur Beurteilung der Gewichte eine größere Zahl von Nachrichten zu Gebote; die bessere Unterscheidung wird dadurch verständlich.

Das von Weber aufgedeckte Verhalten, das übrigens nur innerhalb gewisser Grenzen für Reize mittlerer Stärke gilt, ist von Fechner verallgemeinert worden in dem Satze: Ein Unterschied zweier Reize wird immer gleich groß empfunden, wenn sein Verhältnis zu den Reizen, zwischen denen er besteht, dasselbe bleibt. Indem also Fechner die eben merklichen Empfindungsunterschiede als konstante Größen betrachtete und weiter annahm, daß das Webersche Gesetz auch für unendlich kleine Reiz- und Empfindungsunterschiede gültig bleibt, gelangte er dazu, die funktionellen Beziehungen zwischen den physiologischen und psychischen Vorgängen durch die sog. psychophysische Maßformel auszudrücken. (Elemente der Psychophysik, Leipzig 1859/60.)

Ein befriedigender Nachweis der Gültigkeit des Weberschen Gesetzes bzw. seiner Gültigkeitsgrenzen innerhalb des Gebietes des Tastsinns steht noch aus. Die Versuche Webers sind nicht beweisend, wenn es als Aufgabe der Methode betrachtet wird, nur die Intensität der Reize zu ändern. Bei dem abwechslungsweisen Auflegen von Gewichten auf eine Hautstelle ist, ohne besondere Vorsichtsmaßregeln, die Benützung stets derselben Hautfläche nicht entfernt gesichert, auch führt die Vergrößerung des Gewichts zu einer Vergrößerung der Deformation und damit der Zahl der in Anspruch genommenen Tastpunkte. Völlig einwandfrei wären Versuche über die Unterschiedsschwelle an einzelnen Tastpunkten. Dieser Aufgabe stehen aber große technische Schwierigkeiten entgegen, so daß die Ausführbarkeit noch in Frage steht.

Die Tastempfindungen sind wie die Gesichtsempfindungen durch ihre räumliche Bestimmung ausgezeichnet. Sie sind, wenn der Gesichtssinn fehlt, zur vollständigen Ausbildung der Raumanschauung

ausreichend. Berührt man die Haut einer Versuchsperson und läßt sie dann den vermeintlichen Ort der Reizung bezeichnen, so werden, wie E. H. Weber fand (Leipz. Ber. 1852, 87) stets Fehler gemacht, die in ihrer Größe eine Abhängigkeit von dem gereizten Körperschnitt zeigen. Durch spätere Untersucher wurde der Einfluß studiert, den die Stärke und Dauer der Berührung und namentlich das Aufzeigungsverfahren des Reagenten auf die Resultate ausübt (vgl. V. Henri, Die Raumwahrnehmungen des Tastsinns, Berlin, 1898, S. 90 u. ff.). Man kann sagen, daß zwar jede Tastempfindung eine räumliche Bestimmung besitzt, daß dieselbe aber wenig genau ist, und namentlich bei schwachen und kurzdauernden Reizen sehr unsicher werden kann. Irrtümer über den berührten Gliederabschnitt kommen ziemlich häufig vor. Henri fand, daß Berührungen der Haut in der Gegend eines Gelenks, in der Regel zu schärferen Lagebestimmungen führt, als eine Berührung zwischen zwei Gelenken (a. a. O. 123). Da die Haut über den Gelenken bei den Bewegungen beständigen Spannungsänderungen ausgesetzt ist, so darf wohl angenommen werden, daß die von diesen Hautstellen kommenden Empfindungen für das Bewußtsein in höherem Grade präsent und daher leichter wieder erkennbar sind, als die von anderen Stellen. Die Angaben der Versuchsperson sind übrigens in hohem Maße von der Lage des gereizten Gliedes abhängig (Spearman, 1906, Wundts Psych. Studien 1, 388).

Ist nun aber das Raumbild des Körpers kein richtiges, so könnte es doch ein vollständiges sein insofern, als jeder Punkt der Haut eine eindeutige Repräsentation in dem verzerrten Raumbilde besitzt.

Zur Prüfung dieser Möglichkeit benutzte E. H. Weber das Verfahren, gleichzeitig zwei Punkte der Haut durch die Spitzen eines geöffneten Zirkels zu berühren. War die Unterscheidung eine unvollkommene, so mußte unterhalb eines gegenwärtig als Raumschwelle bezeichneten Abstandes der Eindruck eines einfachen Reizes entstehen. Je kleiner der unterscheidbare Abstand, desto feiner der „Ortsinn" der Hautstelle. Die großen Unterschiede, die in dieser Richtung bestehen, kommen in einer Tabelle zum Ausdruck, die Weber auf Grund seiner Versuche aufgestellt hat und 41 verschiedene Hautstellen umfaßt. Aus derselben seien nur folgende Werte angeführt:

An der Zungenspitze	1 mm
An den Fingerspitzen	2 „
Am roten Teile der Lippen	4,5 „
Am oberen und unteren Teile des Unterarms	41 „
„ „ „ „ „ „ Unterschenkels	41 „
Am Rückgrate, in der Mitte des Halses und des Rückens	68 „

Vgl. E. H. Weber, Tastsinn und Gemeingefühl, S. 78.

Die im Gebrauch bevorzugten Tastflächen stehen an erster Stelle, die Rückenhaut an letzter. Die Änderung der Raumschwelle von Ort zu Ort ist keine stetige, sondern an gewissen ausgezeichneten Grenzlinien sprunghaft wechselnde (Michotte, Les signes régionaux, Paris 1905).

Berücksichtigt man die Dichte der Tastpunkte, so fällt an den Fingerspitzen Feinheit des Ortssinns und große Dichte der Tastpunkte zusammen. Dagegen hat die Rückenhaut, trotz ihres geringen Ortssinns eine größere Dichte der Tastpunkte als Unterarm oder Unterschenkel (Kiesow und Fontana, Accad. dei Lincei, 7 luglio 1901). Der Wert der Raumschwelle steht daher nicht in einfacher Beziehung zur Dichte der Nervenenden oder zu der der Nervenfasern, wie Weber seinerzeit glaubte (a. a. O. 61 und Leipz. Ber. 1852, 101). Solchen Annahmen widerspricht auch die Erfahrung, daß die Werte der Raumschwelle variabel sind. Mit dem Wachsen der Reizstärke und bei möglichster Abgleichung der beiden Reize verkleinern sich die Werte, namentlich aber dann, wenn die Reize nicht gleichzeitig, sondern nacheinander gegeben werden. Im letzteren Falle tritt eine so bedeutende Verkleinerung der Schwellenwerte ein, daß man von einer besonderen Sukzessivschwelle im Gegensatz zur Simultanschwelle sprechen muß (v. Frey, Würzb. Ber. 15. Nov. 1899). Darauf gerichtete Versuche haben ergeben, daß die Sukzessivschwelle bis auf den Abstand benachbarter Tastpunkte herabgeht, mit anderen Worten, daß jeder Tastpunkt von jedem anderen unterschieden werden kann. Am leichtesten gelingt die Unterscheidung bei einem Reizintervall von etwa einer Sekunde. Bei größeren oder kleineren Intervallen wird die Unterscheidung erschwert, bei gleichzeitiger Reizung unmöglich.

Die Versuche über die Größe der Sukzessivschwelle haben aber ferner ergeben, daß die Unterscheidung zweier Reize nicht gleichbedeutend ist mit ihrer Lokalisation. Bei voller Sicherheit über das Vorhandensein zweier Reize kann der Reagent ganz unsicher sein über ihre Lagebeziehungen. Sollen letztere mit einiger Sicherheit erkannt werden, so muß die Entfernung der Reize um das mehrfache größer gewählt werden als der Abstand zweier benachbarter Tastpunkte. Es wird daher eine dritte, zwischen den Werten der Sukzessiv- und Simultanschwelle liegende Richtungsschwelle anzunehmen sein. Aus diesen Erfahrungen muß geschlossen werden, daß der Unterschied zwischen den aus verschiedenen Tastpunkten kommenden Erregungen zunächst ein rein qualitativer oder individueller ist und daß die Umwertung zu räumlichen Unterschieden erst sekundär, hauptsächlich unter Mitwirkung von Bewegungsempfindungen vor sich geht. (Man vgl. Helmholtz, Die Tatsachen in der Wahrnehmung, Vorträge und Reden, Braunschweig, 1884, II, 227 ff). Mit den gewöhnlichen großflächigen Erregungen

des Drucksinns hat sich natürlich die räumliche Deutung im Laufe der Zeit genügend fest assoziiert. Sie versagt dagegen oder wird unsicher, wenn die Reizung auf einzelne Druckpunkte beschränkt bleibt.

Schmerzempfindung.

Zu den von der Haut auslösbaren Empfindungen gehört der Schmerz. Er muß, wie die Empfindungen der Kälte, der Wärme und des Drucks als eine Empfindung besonderer Art, als elementarer, nicht weiter zerlegbarer Bestandteil des Bewußtseins betrachtet werden. Denn, wenn er auch häufig mit anderen Empfindungen zusammen vorkommt, so ist er doch in seiner Intensität von diesen nicht abhängig und kann unter Umständen sogar ohne dieselben auftreten.

Der Schmerz unterscheidet sich von den anderen von der Haut zu erregenden Empfindungen zunächst durch seine besondere Qualität, sodann aber auch dadurch, daß er meist in viel höherem Grade wie jene von Gefühlsbetonung, speziell Unlustgefühlen begleitet ist. (Man vgl. hierzu C. Stumpf, 1907, Z. f. Ps. 44, 1). Ein weiteres Merkmal des Schmerzes ist, daß er nicht nur von der Haut, sondern auch von einer großen Zahl innerer Organe ausgelöst werden kann. Endlich stehen die Schmerzempfindungen in sehr enger Beziehung zu den Reflexbewegungen. (Vgl. Sherrington, 1906, Integrative Action, p. 91 ff.)

Schmerzempfindlich ist nicht nur die Haut, und zwar wie es scheint in allen ihren Schichten, sondern auch die Muskulatur, quergestreifte und glatte. Quetschungen und Zerreißungen von Muskeln, pathologische Veränderungen in ihnen, wie die unter dem Namen der rheumatischen bekannten, sind von großer Schmerzhaftigkeit. Heftige Kontraktionen der glatten Muskeln werden von Kolikschmerzen bzw. Wehen begleitet. Auch die anderen Teile des Bewegungsapparates, Sehnen (oder Sehnenscheiden?), die Gelenke, die Knochenhaut (Periost) sind schmerzempfindlich. Mechanische Insulte oberflächlicher Venen sind schmerzhaft. Von den Drüsen sind sicher schmerzempfindlich die Geschlechtsdrüsen, während diese Eigenschaft von anderen Drüsen nicht so sicher behauptet werden kann. Auffällig ist, daß in der Lunge ausgedehnte Veränderungen ohne Schmerzen Platz greifen können. (Man vgl. hierzu L. R. Müller, 1908, Mitt. aus d. Grenzgeb. etc. 18, 600). Zu den nicht schmerzempfindlichen Organen rechnet man auch das Gehirn, besonders die Rinde desselben, während der Stabkranz zum Teil schmerzen kann. Nicht schmerzempfindlich ist die Schleimhaut des Darms und Magens, ebenso nach Lenander das Peritoneum viscerale, während das parietale sehr empfindlich sein soll. Sehr gering ist die Schmerzempfindlichkeit der Mundhöhle (Zähne, Zungenspitze und Lippenschleimhaut ausgenommen), für eine größere Fläche der Backenschleimhaut hat Kiesow

sogar das Fehlen der Schmerzempfindlichkeit wahrscheinlich gemacht (1894, Phil. Studien 9, 510).

Die Schmerzempfindungen treten in verschiedenen Arten auf, die man vielleicht den Qualitäten anderer Sinnesgebiete an die Seite stellen kann. Sehr schwache, örtlich umschriebene, längere Zeit andauernde und in ihrer Intensität schwankende Schmerzen der Haut, wie sie z. B. durch kleinste Tröpfchen ätzender Flüssigkeit entstehen, werden als Jucken bezeichnet, andere Arten als Ätzen, Stechen, Brennen, Beißen, Schneiden. Die Unterschiede sind zum Teil abhängig von der Art der Erregung, von der räumlichen Ausbreitung und dem zeitlichen Verlauf des Schmerzes, sowie von den begleitenden, andersartigen Empfindungen; von großer Bedeutung sind aber auch die betroffenen Nerven. Schmerzen aus den Hautvenen sind dumpf und ebenso die vieler anderer tiefliegender Organe (Man vgl. hierzu Thunberg, 1901, Skand. Arch. 11, 382 und 12, 394; Alrutz, 1908, ebenda 21, 237).

Schmerzempfindung kann auf sehr verschiedene Weise erregt werden: mechanisch, thermisch, elektrisch und chemisch. Bei mechanischer und thermischer Reizung bedarf es im allgemeinen höherer Intensitäten als sie für die Tast- und Temperaturnerven nötig sind, ein Umstand, der die Meinung erzeugt hat, daß der Schmerz bei genügend starker Erregung durch die Tast- bzw. Temperaturnerven vermittelt werde. Für die elektrische Reizung gilt diese Verschiedenheit der Reizschwellen aber nicht. Sie führt bei Anwendung einer sehr kleinflächigen differenten Elektrode, namentlich an den behaarten Körperstellen, bei derselben oder selbst bei geringerer Intensität zur Schmerzempfindung wie zur Tastempfindung. Chemische Reize, z. B. Tröpfchen starker Säuren auf die Haut gebracht, wirken ausschließlich schmerzhaft. Hier könnte der, wie sich unten zeigen wird, berechtigte Einwand gemacht werden, daß die Schmerznerven als die oberflächlichsten zuerst ergriffen werden. Indessen sind auch chemische Änderungen im Innern der Haut vorwiegend oder ausschließlich schmerzhaft, wie man sich durch intrakutane Injektionen von hypo- oder hypertonischen Salzlösungen leicht überzeugen kann. Man vergleiche hiermit auch die Schmerzhaftigkeit in der Gegend eines Entzündungshofes. Es scheint also in der Tat die chemische Reizung jene zu sein, auf die die schmerzempfindlichen Nerven am leichtesten ansprechen; sie ist, wie man zu sagen pflegt, die adäquate Reizung. Es bedarf hierzu nicht des Eindringens chemischer Substanzen von außen her, sondern es sind offenbar auch die Stoffe wirksam, die bei Entzündungen im Körper entstehen. Hierher gehört wohl auch die Schmerzhaftigkeit mancher bösartigen Neubildungen. Ausschließliche Erregung der Schmerzempfindung gelingt übrigens auch bei sehr kleinflächiger Wärmereizung, wenn man den

Kunstgriff gebraueht, die Reizung an solchen Hautstellen vorzunehmen, an welehen die Temperaturpunkte besonders weit auseinander stehen, wie z. B. am Untersehenkel. Konzentriert man das Sonnenbildehen einer Sammellinse auf die für Temperaturen unempfindliehen Flächenstüeke (s. o. S. 297), so wirkt es schmerzhaft ohne andere begleitende Empfindungen.

Der letztere Versueh beweist aber weiter, daß Organe für die Sehmerzempfindungen aueh da vorhanden sein müssen, wo thermisehe Organe fehlen, und dasselbe läßt sieh in bezug auf die Tastorgane sagen. Bei elektriseher kleinfläehiger Reizung der Haut dureh den faradisehen Strom oder dureh die Funken einer Elektrisiermasehine, zeigen sieh die schmerzempfindliehen Orte ganz unabhängig von der Lage der Tastpunkte. Man hat versucht, auch hier gewisse, besonders leieht sehmerzhaft erregbare Punkte auf der Haut festzulegen und hat sie als Schmerzpunkte bezeiehnet in Analogie mit den Bezeiehnungen für die anderen Sinnesapparate der Haut. Die Aufgabe stößt aber auf besonders große Sehwierigkeiten, weil die Dichte dieser Punkte an den meisten Orten so groß ist, daß die zur isolierten Reizung übliehen Methoden nahe an die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit kommen. Doeh ist nach diesen Versuchen ganz sieher, daß aueh die Sehmerzempfindliehkeit der Haut keine kontinuierliehe ist. Besonders deutlieh wird dies dureh das Vorhandensein wirklieher Lüeken, wie z. B. die Kiesowsche Stelle an der Baekenschleimhaut.

Die Versehiedenheit der sehmerzempfindliehen Apparate von den bisher besproehenen wird aueh dureh ihre eigentümliehe Reaktionsweise bewiesen. Auf schwaehe Sehmerzreize kommt die Empfindung sehr spät, so daß eine ev. nebenher gehende thermisehe oder taktile Reizung dureh ein deutliehes empfindungsfreies Intervall von der Sehmerzempfindung getrennt sein kann. Ob dies auf einem physikalisehen Grunde beruht, d. h. auf dem Umstande, daß die zur Erregung der Sehmerznerven nötige ehemisehe Veränderung erst so langsam vor sieh geht, oder ob es auf einer verspäteten Perzeption beruht, läßt sieh gegenwärtig noch nicht sagen. Daß bei sehmerzhaften Empfindungen die Erseheinungen der Summation und die damit eng zusammenhängende einer verspäteten Perzeption eine große Rolle spielen, ist namentlich aus pathologisehen Beobaehtungen bekannt. Naunyn, 1889, A. e. P. 25, 272; Strümpell, 1896, Spez. Path. u. Therap., Bd. 3, S. 8.

Eine Folge der trägen Reaktion der sehmerzempfindliehen Organe ist ferner, daß sie rasehen Sehwankungen des Reizes nieht zu folgen imstande sind, so daß ein intermittierender Reiz leieht zu einer andauernden Empfindung zusamenfließt. Endlieh haben schmerzhafte Reize in der Regel eine lange Naehdauer. Über das Auftreten von zwei durch ein Intervall getrennten sehmerzhaften Empfindungen infolge einer einzigen kurzdauernden Reizung vgl. Thunberg, 1901, Sk. A. 12, 394.

Die Sinnesfunktionen der Haut und die Form der Nervenenden.

Die eingangs ausgesprochene Vermutung, daß die verschiedenen Empfindungsarten der Haut durch besondere Sinnesorgane vermittelt werden, hat sich als begründet herausgestellt. Es liegt nahe anzunehmen, daß die verschiedene Funktion auch anatomisch zum Ausdruck kommt in einem ungleichen Bau der Nervenenden. Es fragt sich vor allem, ob gewisse, charakteristisch gebaute Nervenenden eine ähnliche Verteilung über die Haut aufweisen, wie die experimentell bestimmten empfindlichen „Punkte".

Am einfachsten liegen die Dinge in bezug auf den Tastsinn. Für die behaarten Körperflächen ist die Beziehung zu den Haaren sichergestellt. Nun findet sich in der Tat, wie Bonnet (1878, Morph. Jahrb. 4, 329) zuerst gezeigt hat, an jedem Haare eine charakteristische Form von Nervenendigung, welche an den sog. Tasthaaren der Raubtiere eine besondere Ausbildung erfährt und daher wiederholt anatomisch genau untersucht worden ist. Diese Formen von Nervenenden, die man als Nervenkränze der Haare bezeichnen kann, sind demnach als die Enden der Tastnerven zu betrachten, soweit sie behaarte Hautflächen versorgen. Für die unbehaarten Tastflächen der Extremitäten stehen eine große Zahl verschiedener Formen zur Wahl. Körperchen von Vater-Pacini, von Golgi-Mazzoni, Endkolben von Krause, Meißnersche Körperchen, die Nervenenden von Ruffini, Merkelsche Tastzellen und freie Nervenenden.

Bei der Wahl muß vor allem der Anforderung zureichender Häufigkeit genügt werden. Denn die Dichte der Tastorgane muß mindestens der Dichte der experimentell nachweisbaren empfindlichen Tastpunkte entsprechen. In dieser Richtung ist nur eine Form bekannt, welche dieser Forderung genügt, nämlich die Meißnerschen Körperchen. (Meißner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, Leipzig 1853.) Ihre oberflächliche Lage innerhalb der Kutis entspricht der scharfen Abgrenzbarkeit der Tastpunkte auf experimentellem Wege, ihrer Zugänglichkeit für den elektrischen Reiz, im Gegensatz zu den Haarnerven, und dem Verlust der Druckempfindung in Gebieten narbiger Veränderungen der Haut.

Was die Organe für die Temperaturempfindung betrifft, so wird man die spezifischen Formen am besten dort suchen, wo unter möglichstem Ausschluß anderer Empfindungsqualitäten die Temperaturempfindung gut entwickelt ist. In dieser Hinsicht bietet das Auge ein besonderes Interesse dar. Der Bindehaut und Hornhaut fehlt der Tastsinn und die Wärmeempfindung, während Kälte- und Schmerzempfindung sehr gut vertreten sind. Die Kälteempfindung ist ferner

beschränkt auf die Bindehaut und auf den Randteil der Hornhaut, an welch letzterem Orte sie sehr entwickelt ist. Nur an diesen Stellen findet man nun, wie Dogiel gezeigt hat, in großer Zahl die sog. Endkolben, so daß sie als Organe für die Kälteempfindungen angesprochen werden dürfen.

Endkolben sind ferner an der sehr stark kälteempfindlichen Glans penis in besonders großer Zahl und auffallender Größe nachgewiesen, sie sind beobachtet in den Schleimhäuten des Mundes und in neuerer Zeit auch in der äußeren Haut (Smirnow, 1893, Internat. Monatschr. f. A. u. P. 10, 241). Die von Ruffini (Siena 1898) beschriebenen Fiochetti papillari dürften als kleinere Formen derselben Art anzusprechen sein.

Die Mitte der Hornhaut besitzt nur Schmerzempfindungen und hier findet sich nach den gegenwärtigen Kenntnissen auch nur eine Art von Nervenendigung, die sog. freien intraepithelialen Enden an nicht differenzierten Zellen, wie sie von J. Cohnheim (1866, A. p. A. 38) zuerst beschrieben worden sind. Derartige Enden sind in neuerer Zeit zahlreich an den verschiedensten Epithelien, aber auch im Innern von Geweben nicht ektodermalen Ursprungs nachgewiesen, so daß ihre Beziehung zu den verschiedenen Arten der Schmerzempfindungen gerade durch diese außerordentlich große Verbreitung an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Es verdient ferner ausdrückliche Erwähnung, daß für die Enden der Schmerznerven in der Haut eine sehr oberflächliche Lage gefordert werden muß, wie aus den Versuchen von v. Frey (1894, Leipz. Ber. 46, 290; 1896, Leipz. Abh. 23, 249) und Thunberg (1901, Sk. A. 11, 382) hervorgeht.

Im Gegensatz dazu muß für die Nervenenden, welche die Wärmeempfindung vermitteln, eine tiefe Lage vorausgesetzt werden. Hierfür spricht die Schwierigkeit der scharfen örtlichen Bestimmung der Wärmepunkte, sowie die Versuchsergebnisse von Thunberg. Es kämen somit in Betracht die Körperchen von Paeini, von Golgi-Mazzoni und die neuerdings beschriebenen Formen von Ruffini (1894, A. ital. d. B. 21, 249). Die Körperchen von Vater-Paeini, sowie die von Golgi-Mazzoni sind in ihrem Bau außerordentlich ähnlich und daher vielleicht auch funktionell identisch. Die Verbreitung der Vaterschen Körperchen entspricht nicht den Erwartungen, die an ein Organ für die Wärmeempfindung gestellt werden müssen; die Verbreitung der anderen Formen ist noch zu wenig bekannt. Doch spricht der Umstand, daß sich die Form Ruffini im Augenlid findet, wo die Wärmeempfindlichkeit sehr groß ist, für ihre Beziehung zu dieser Qualität. Man vgl. hierüber v. Frey, 1895, Leipz. Ber. 47, 178; 1896, Leipz. Abh. 23, 253.

Je spezifischer die Anspruchsfähigkeit für bestimmte Reize entwickelt ist, desto spezifischer muß der anatomische Bau des Organs

sein und desto größer der Schutz gegen andersartige Beanspruchung. Freie Nervenenden sind den verschiedensten Angriffen, namentlich chemischer Natur, ungeschützt preisgegeben, woraus ihre große Empfindlichkeit gegen chemische und elektrische Reizung verständlich sein würde.

Die Geschmacksempfindungen.

Bei der Einwirkung chemischer Stoffe auf die Schleimhäute des Mundes und der Nase kann es ebenso wie auf der Haut zu Temperatur-, Tast- und Schmerzempfindungen kommen. Noch häufiger und leichter, d. h. schon bei sehr geringen Konzentrationen, treten Geruchs- und Geschmacksempfindungen auf. Man kann diese Empfindungen als Leistungen eines chemischen Sinnes zusammenfassen (Nagel, 1894, Bibl. zool. 18), der dazu bestimmt ist, die auf dem Atmungs- und Verdauungswege ins Innere des Körpers dringenden Substanzen zu überwachen. Beim Menschen und den Säugetieren handelt es sich aber zweifellos um zwei selbständige Sinneswerkzeuge von ganz verschiedenen Erregungsbedingungen und psychischer Repräsentation. Geruchsempfindungen können nur von einem kleinen Teil der Nase, Geschmacksempfindungen von einer viel größeren Schleimhautfläche aus erregt werden.

Der gewöhnliche Sprachgebrauch versteht unter Geschmacksempfindungen einen psychischen Komplex, der außer gustatorischen Komponenten noch Geruchs-, Tast-, Temperaturempfindungen und häufig auch noch Schmerzempfindungen enthält. Es ist Aufgabe der sinnesphysiologischen Analyse die Nebenempfindungen auszuschließen, so daß die Geschmacksempfindungen im strengeren oder reinen Sinne für sich allein untersucht werden können. Dies gelingt für das orale Schmecken ohne Schwierigkeit, wenn man die zu prüfende Substanz in verdünnter wässeriger Lösung von Körpertemperatur in die Mundhöhle einführt und Schluckbewegungen vermeidet. Die Schmeckfähigkeit ist aber nicht auf die Schleimhautflächen der Mundhöhle beschränkt. Es ist durch neuere Untersuchungen sichergestellt, daß sowohl die Rachenwände (Rollett, 1899, A. g. P. 74, 388; Beyer, 1904, Z. f. Ps. 35, 260) wie der Kehlkopf zu Geschmacksempfindungen befähigt sind (Kiesow und Hahn, 1901, Z. f. Ps. 27, 80), nach Zwaardemaker (A, f. P. 1903, 120) auch die Regio olfactoria. Für diese Teile kommt eine Berührung mit reizenden Lösungen normalerweise nicht in Betracht; ihre Erregung geschieht durch die Dämpfe schmeckender Stoffe, die durch die Atmungsluft herangeführt werden und sich in dem feuchten Überzug der Schleimhaut lösen. Man spricht in diesem Falle

von nasalem Sehmeeken (Rollett, 1899, A. g. P. 74, 383) oder von „Rieehend Sehmeeken“ (Zwaardemaker a. a. O.).

In der Mundhöhle ist der Gesehmaek am stärksten in der Zunge entwiekelt, doeh nur in gewissen Teilen derselben. Am empfindliehsten ist der Zungengrund, besonders die Umgebung der Papillae eireumvallatae, es folgen die Seitenränder und die Spitze der Zunge. Die Mitte des Zungenrüekens entbehrt beim Erwaehsenen des Gesehmaeksinnes. Die Empfindliehkeit ist überdies versehieden, je naeh der geprüften Qualität.

Man unterseheidet vier Qualitäten, welehe als sauer, salzig, süß und bitter bekannt sind. Ein gegebener ehemiseher Stoff erregt entweder nur eine dieser Qualitäten, oder, was häufiger der Fall, zwei oder mehrere derselben. Die Erregung gesehieht aber wohl niemals mit gleieher Stärke, so daß es dureh fortsehreitende Verdünnung fast immer gelingt, die Wirkung auf eine einzige Qualität zu besehränken, die dann bei weiterer Verdünnung sehließlieh ebenfalls versehwindet. Damit ist die Sehwelle für die zuletzt übrig bleibende Gesehmaeksqualität erreieht. Auf den Wert dieser Sehwelle hat neben der Konzentration der Lösung aueh die in die Mundhöhle aufgenommene Menge derselben, sowie die Lage und Größe der geprüften Sehleimhautfläehe Einfluß. Die bisher vorliegenden Sehwellenbestimmungen sind daher noeh wenig übereinstimmend. Als Beispiele mögen für je 1 eem Lösung die folgenden angenäherten Werte dienen

Chlornatrium	1,0	mg
Salzsäure	0,1	„
Rohrzueker	3,0	„
Chininsulfat	0,002	„

Die Gesehmaeksqualitäten haben unzweifelhaft Beziehungen zur ehemisehen Konstitution der sehmeekenden Substanzen. Die als Säuren bezeiehneten Stoffe haben nieht nur im allgemeinen den sauren Gesehmaek gemeinsam, sondern aueh das Verhalten zu Indikatoren, die Entwiekelung von Wasserstoff in Berührung mit Metallen u. a. m. Die Stärke des sauren Gesehmaeks ist naehweislieh eine Funktion der Konzentration der Wasserstoffionen (Riehards, 1898, Chem. Zentralbl. I, 704). Daß wenig dissoziierte Säuren, wie z. B. die Salizylsäure daneben aueh noeh andere Gesehmaeksqualitäten erregen, ist verständlieh.

Aueh bei den salzig sehmeekenden Substanzen deeken sieh physiologisehe Wirkung und ehemisehe Besehaffenheit insofern als die neutralen Salze nieht nur des Natriums, sondern aueh der übrigen Alkalien denselben Gesehmaek besitzen, am deutliehsten die Halogensalze. Benützt man Salze anderer Anionen, so ändert sieh der Gesehmaek bzw. es kommen noeh weitere Komponenten hinzu. So sehmeekt zwar

eine 5 % Lösung von schwefelsaurem Natrium namentlich an den Zungenrändern salzig, doch gesellt sich am Zungengrunde deutlich ein bitterer Geschmack hinzu. Sehr zurück tritt der salzige Geschmack bei den Salzen der alkalischen Erden. $MgSO_4$ in 2 %-iger Lösung schmeckt, wie schon der Name Bittersalz sagt, fast rein bitter. Spült man mit Wasser nach, so tritt der salzige Geschmack deutlicher hervor. Das Auftreten solcher Mischgeschmäcke läßt sich vielleicht aus der Dissoziation dieser Salze in wässeriger Lösung erklären. Höber und Kiesow, welche diese Verhältnisse genauer studiert haben, kommen zu dem Schlusse, daß der salzige Geschmack der Alkali-, Ammonium- und Magnesiumsalze durch das Anion bedingt ist (1898, Z. physik. C. 27, 601). Der bittere Geschmack mancher Salze ist nach Sternberg (A. f. P. 1904, 549) vermutlich auf das Kation zu beziehen.

Die Empfindung süß wird erzeugt durch zahlreiche Stoffe, die zum Teil eine chemische Verwandtschaft nicht verkennen lassen. So sind alle zwei und mehrwertigen Alkohole der aliphatischen Kohlenwasserstoffe süß, und wenn diese Eigenschaft mit zunehmendem Molekulargewicht abzunehmen scheint, so dürfte dies mit der abnehmenden Löslichkeit in Wasser bzw. Speichel zusammenhängen. Süßschmeckend sind ferner im allgemeinen die Aldehyde und Ketone dieser Alkohole, speziell die der sechswertigen Alkohole, die sog. Hexosen und deren Kondensationsprodukte, die Di- und Polysaccharide, wobei auch wieder mit zunehmender Größe des Moleküls die Süße abnimmt. Süß schmecken aber auch die α-Aminosäuren der aliphatischen Reihe, das Chloroform, die Salizylsäure und ihr Natriumsalz, das Anhydrid der Sulfaminbenzoesäure (Sacharin) und zahlreiche diesen Stoffen verwandte Verbindungen (Sternberg, A. f. P. 1905, 201), süß schmeckt eine große Zahl anorganischer Stoffe, wie die Bleisalze, die Berilliumsalze, die Laugen der Alkalien u. a. m. (Derselbe, A. f. P. 1903, 113). Für diese sehr verschiedenartigen chemischen Verbindungen läßt sich nach den gegenwärtigen Kenntnissen eine gemeinsame Eigenschaft im objektiven Sinne und ein Grund für die sehr ungleichen Schwellenkonzentrationen nicht angeben; ihre übereinstimmende physiologische Wirkung ist daher vorläufig unverständlich. Die Angabe, daß zum Zustandekommen des süßen Geschmackes „die Teile im Molekül möglichst einander genähert sein müssen“ mit anderen Worten, daß die Körper chemisch indifferent sein müssen (Derselbe, 1904, Z. f. Ps. 35, 129), ist für die Bleisalze und die Laugen keineswegs zutreffend.

Ähnlich verhält es sich mit den bitter schmeckenden Stoffen. Auch hier lassen sich gewisse Gruppen namhaft machen, wie die salinischen Bitterstoffe (Bittersalze), die Laugen, die Salze der Ammoniumbasen, die tertiären aromatischen Amine; daneben Stoffe wie Äther, Pikrinsäure u. a. Ein durchgreifendes gemeinsames chemisches Merkmal fehlt.

Die Existenz weiterer Qualitäten des Geschmacksinnes ist durchaus zweifelhaft. Der laugige und metallische Geschmack lassen sich in ihren wesentlichen Merkmalen auf Geruchskomponenten zurückführen (v. Frey, 1903, Verh. D. Naturf. u. Ärzte, Kassel 2, II, 409; Herlitzka, 1908, Arch. di Fisiol. 5, 217).

Als die Organe der Geschmacksempfindung werden die sog. Geschmacksknospen oder Schmeckbecher betrachtet. Für diese Annahme spricht, daß man diese eigentümlichen Gebilde nur in den schmeckfähigen Flächen und am dichtesten dort antrifft, wo der Geschmacksinn am besten ausgebildet ist. Auf der Zunge finden sich Schmeckbecher hauptsächlich in den die Papillae circumvallatae umziehenden Gräben, an den Seiten der Zunge in den Papillae foliatae und an der Spitze der Zunge in den Papillae fungiformes, nicht in den filiformes. Vereinzelte Schmeckbecher finden sich ferner auch in der Schleimhaut der Mund- und Rachenhöhle, dem Nasenrachenraum (Disse, Götting. Nachr., 1894, 66), dem Kehldeckel, den arycpyglottischen Falten.

Ferner hat sich auf operativem Wege nachweisen lassen, daß die Geschmacksknospen des Zungengrundes mit einem der Geschmacksnerven, dem N. glossopharyngeus in Beziehung stehen. Nach Durchschneidung dieses Nerven veröden die Schmeckbecher im Gebiet der Papillae circumvallatae und foliatae (v. Vintschgau und Hönigschmied, 1877, A. g. P. 14, 443; v. Vintschgau, 1880, ebenda 23, 1). Die Schmeckbecher in der vorderen Hälfte der Mundhöhle erhalten dagegen ihre Nerven aus dem dritten Ast des Trigeminus, dem sie durch die Chorda zugeführt werden. Erkrankungen des Mittelohrs führen daher leicht zu Störungen des Geschmacks im vorderen Abschnitt der Zunge. Die Herkunft der in der Chorda verlaufenden Geschmacksfasern ist noch strittig. Ausrottung des Gasserschen Knotens schädigt zuweilen den Geschmack im vorderen Zungenteil oder hebt ihn auf, während in anderen Fällen eine Wirkung ausbleibt. Fedor Krause, Neuralgie des Trigeminus, Leipzig 1896, 82 ff.

Es ist aus mehreren Gründen unwahrscheinlich, daß alle Geschmacksknospen von einerlei Art sind, mit anderen Worten, daß jede Knospe sämtliche Geschmacksqualitäten vermitteln könne.

1. Werden die einzelnen Qualitäten nicht an allen Teilen der schmeckenden Flächen gleich gut, bzw. gleich intensiv wahrgenommen. Süß wird am besten an der Zungenspitze, am wenigsten am Zungengrunde empfunden; das Umgekehrte gilt für bitter. Salzig hat das Sensibilitätsmaximum an der Zungenspitze und den vorderen Zungenrändern, sauer in der Mitte der beiderseitigen Zungenränder (Hänig, 1901, Wundts Philos. Studien 17, 576).

2. Reizt man einzelne Papillae fungiformes in möglichst lokalisierter Weise mit Geschmacksstoffen, so findet man selten eine Papille, welche für alle vier Qualitäten anspricht. In der Regel werden nur zwei oder drei wahrgenommen, ja es fanden die beiden Forscher, welche sich mit dieser Frage beschäftigten, übereinstimmend einzelne Papillen, welche nur auf eine einzige Qualität abgestimmt waren. Oehrwall, 1891, Sk. A. 2, 1; Kiesow, 1898, Philos. Stud. 14, 591. Die Flächen zwischen den Papillen sind nicht schmeckfähig.

3. Es gibt gewisse Stoffe, welche auf die Schleimhaut aufgetragen einzelne Geschmacksqualitäten aufheben. So wird durch Kokain die Empfindung bitter, durch die Gymnemasäure, durch Bromammonium und andere Salze die Empfindung süß für einige Zeit ausgeschaltet. Man vgl. Rollett, 1899, A. g. P. 74, 399 u. 409; Kunkel und Ehrsam, 1899, Diss. Würzburg.

Die Reizung der Geschmacksorgane kann nur durch solche Stoffe geschehen, die im Wasser bzw. Speichel löslich sind. In welcher Weise die Erregung der Endorgane geschieht, ist völlig dunkel. Viele der schmeckenden Stoffe, wie die Alkalisalze, der Rohrzucker dringen nur äußerst schwer oder gar nicht in Zellen ein. Man muß also annehmen, daß die in den Schmeckbechern vorhandenen Zellen ein besonders beschaffenes Protoplasma besitzen, oder daß die Stoffe gar nicht in die Zellen einzudringen brauchen und schon die Berührung mit den Härchen des Neuroepithels genügt, um die Erregung auszulösen.

Die Geruchsempfindungen

sind in ihrer Gesamtheit dadurch leicht von den Geschmacksempfindungen zu trennen, daß sie nach Verschluß der Nase so gut wie völlig in Wegfall kommen. Eigentümlich ist ihnen ferner, daß der auslösende Reiz ein in die Ferne wirkender ist oder anders ausgedrückt, daß nur Körper mit hoher Dampfspannung erregend wirken. Die Wirkung nimmt mit der Entfernung rasch ab. Geruchsempfindungen sind häufig begleitet von Temperatur- oder Schmerzempfindungen von seiten der Nasenschleimhaut (scharf riechende Stoffe), oder auch von Geschmacksempfindungen, wie die oben beschriebenen Versuche mit Äther und Chloroform zeigen. In der Regel gelingt es aber unschwer, durch Verdünnung oder Entfernung des riechenden Körpers die begleitenden Empfindungen stark zurücktreten oder ganz verschwinden zu lassen.

Versucht man die Geruchsempfindungen zu zergliedern und die ev. in ihnen enthaltenen einfacheren psychologischen Bestandteile zu isolieren, so stößt man auf sehr große Schwierigkeiten. Dieselben sind zum Teil bedingt durch die versteckte Lage des Geruchsorgans, welche

im Verein mit seiner geringen Ausdehnung, seiner sehr großen Empfindlichkeit und leichten Verletzbarkeit die auf anderen Sinnesgebieten so fruchtbare, örtlich beschränkte, unmittelbare Reizung, ausschließt. Auch die begrifflichen Bezeichnungen der Gerüche geben keine Auskunft, weil sie nicht generalisierend, sondern individualisierend sind, d. h. die Gerüche nach den anderweitig charakterisierten, riechenden Gegenständen benennen. Es gibt also vorläufig keinen anderen Weg, als riechende Substanzen von möglichster Reinheit nach ihren chemischen Eigenschaften zu ordnen und zu sehen, ob eine Verwandtschaft oder Ähnlichkeit in dieser Richtung zusammenfällt mit gleichem oder ähnlichem Geruch. Hayeraft (Brain, 1888, S. 166) hat zuerst hervorgehoben, daß es innerhalb des periodischen Systems der chemischen Elemente nur einige wenige Stoffe sind, die entweder selbst riechen oder ihren Verbindungen geruchliche Eigenschaften verleihen. Es sind dies hauptsächlich die der 6. und 7. Gruppe L. Meyers zugehörigen Elemente S, Se, Te bzw. Cl, B, und J. Innerhalb jeder dieser Gruppen haben gleichartige Verbindungen (Wasserstoff- oder Alkylverbindungen) nahe übereinstimmende Gerüche. Zu diesen Stoffen können aus der 5. Gruppe noch N, P, V, As, Sb, Bi und aus der 6. der Sauerstoff gezählt werden, von welchen die ersteren in Verbindung mit Wasserstoff oder Alkylradikalen höchst durchdringend und unangenehm riechen, während der Sauerstoff das geruchgebende oder geruchsteigernde Element darstellt in einer großen Zahl von Alkoholen, Aldehyden, Ketonen und Laktonen (Zwaardemaker, Physiologie des Geruchs, Leipzig, 1895, S. 240). Ziemlich übereinstimmend im Geruch sind auch die homologen Glieder der organischen Reihen, wie die Alkylester, die Methylbenzole, die einbasischen fetten Säuren u. a. m. Dabei zeigt sich, daß mit der Zunahme des Molekulargewichts die Wirkung auf die Geruchsnerven anfangs zu und später wieder abnimmt. Die Zunahme hängt jedenfalls mit der Mechanik der Aufnahme der riechenden Stoffe durch das Geruchsorgan eng zusammen. Wie es scheint, ist das Organ für Erregung durch Dämpfe von hohem spezifischen Gewicht und geringer Diffusionsgeschwindigkeit angepaßt (Zwaardemaker a. a. O. 38). Auch mag der Umstand von Bedeutung sein, daß mit wachsendem Molekulargewicht innerhalb einer homologen Reihe die Löslichkeit in den Zellipoiden zunimmt. Es ist jedenfalls eine beachtenswerte Tatsache, daß alle riechbaren Stoffe, soweit bekannt, auch fett- und ätherlöslich sind und demgemäß mehr oder weniger rasch in lebende Zellen eindringen. Die Abnahme der Geruchswirkung in den höchsten Gliedern einer homologen Reihe dürfte wahrscheinlich mit der Verminderung der Dampfspannung zusammenhängen.

Die vorstehend erwähnten Erfahrungen deuten unzweifelhaft darauf hin, daß die Wirkung auf das Geruchsorgan an ganz bestimmte

chemische Eigenschaften geknüpft ist und daß bei analoger bzw. homologer Konstitution zweier oder mehrerer Verbindungen sehr ähnliche, wenn nicht identische Gerüche auftreten. Ob die Aufstellung bestimmter Geruchsqualitäten wie des ranzigen, alkoholischen, ätherischen, brenzlichen, fäkalen, kampherartigen Geruchs und die Aufteilung der riechenden Stoffe in entsprechende Klassen gegenwärtig schon angängig ist, kann bezweifelt werden. Die Schwierigkeiten, die einer solchen Klassifikation entgegenstehen, liegen in der voraussichtlich nicht geringen Zahl von elementaren Geruchsqualitäten, in der Leichtigkeit, mit der sich dieselben zu neuen, scheinbar einheitlichen Gerüchen kombinieren (Nagel, 1898, Z. f. Ps. **15**, 82), ferner in der verwickelten Struktur der Geruchstoffe, von welchen nur eine kleine Zahl genauer bekannt ist, und in der außerordentlich niedrigen Schwelle. Dies geht namentlich aus den Versuchen von E. Fischer und Pentzold hervor, nach welchen, unter der Voraussetzung, daß nach Einatmung von einem halben Liter Luft der riechende Zusatz erkannt wird, etwa 2×10^{-7} mg Chlorphenol ($\frac{1}{5\,000\,000}$) oder 2×10^{-9} mg Merkaptan zur Wahrnehmung genügen (1887 Liebigs Annalen, **239**, 131). So klein diese Massen sind, so sind sie doch von molekularen Dimensionen noch weit entfernt. Nach Nernst, Theoret. Chemie, Stuttgart, 1900, S. 395, wiegt ein Molekül eines Gases von dem Molekulargewicht M

$$8{,}2\ M \times 10^{-22}\ \text{mg},$$

demnach ein Molekül $HSCH_3$

$$3{,}9 \times 10^{-20}\ \text{mg}.$$

Es gehen somit auf die oben erwähnten Massen noch immer einige Billionen bzw. $^1/_5$ Billion Moleküle. Infolge der niederen Schwelle dürfte sich in vielen Fällen schwer Gewißheit verschaffen lassen, ob der Geruch eines Stoffes wirklich von ihm selbst oder von einer chemisch kaum nachweisbaren Verunreinigung herrührt.

Das periphere Organ des Geruchsinnes ist der an der Lamina cribrosa des Siebbeins gelegene Bezirk der Nasenschleimhaut; er stellt die Ursprungsstätte des N. olfactorius dar. An der bezeichneten Stelle ist das Flimmerepithel der Nasenschleimhaut durch ein Zylinderepithel besonderer Art und Höhe ersetzt. Die Dicke des Epithels beträgt 0,1 statt 0,05 mm; es wird zusammengesetzt aus zwei Zellenarten, von welchen die eine den Charakter von gewöhnlichen Zylinderzellen besitzt, während die andere sich durch ihre eigentümliche Form, ihre Färbbarkeit nach Golgi und Ehrlich und ihren zentralwärts vordringenden Nervenfortsatz als Neuroepithel erweist. Es ist dies der einzige Ort des menschlichen Körpers, wo die Neuroblasten noch beim Erwachsenen zwischen den Zellen des Ektoderms zu finden sind (vgl. His, 1889, Leipz. Abh. **15**, 717), zwischen denen sie entstanden sind. Die Verbreitung dieser

eigentümliehen Gebilde ist sehr beschränkt und umfaßt auf der Nasenseheidewand und zu beiden Seiten derselben eine Fläehe von etwa 6 cm^2. Die den oberen Partien der Nasensehleimhaut eigentümliehe gelbliehe Färbung breitet sich dagegen über einen viel größeren Bezirk aus und deekt sieh nieht mit dem Umfang der Rieehsehleimhaut.

Wie die Versuehe von Paulsen und Zwaardemaker (Physiol. des Geruehes, Leipzig, 1895, 40 ff.) zeigen, wird die rieehfähige Sehleimhautstelle weder bei ruhiger Atmung noch beim Schnüffeln, d. h. bei der dem Ricchen dienenden Atembewegung, direkt vom Luftstrom getroffen. Die Hauptmenge der Luft seheint den Weg dureh den mittleren Nasengang zu nehmen (Rethi, 1900, Wiener Sitzgsb. 109, 17), von wo das Vordringen der erregenden Stoffe bis zum rieehfähigen Epithel durch Diffusion geschehen muß. Für diese Annahme sprieht aueh die Beobaehtung, daß bei vielen Säugetieren die Riechsehleimhaut weit mehr gesehützt oder versteckt liegt als beim Mensehen und trotzdem das Geruehsvermögen nieht geringer, sondern größer ist als bei diesem. Die Riehtung, in weleher die Luft durch die Nasenhöhle gezogen wird, ist dabei nieht von Belang, denn es zeigt sieh, daß der Speisengeruch auf dem Wege dureh die Choanen ebenso gut wahrgenommen werden kann, wie dureh direktes Berieehen.

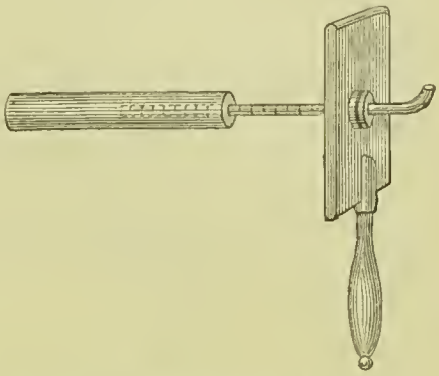


Fig. 64. Vorrichtung zur Messung der Schärfe des Geruchsinnes (Olfaktometer) nach Zwaardemaker.

Bedingung für die Erregung des Geruchsorgans ist, daß der erregende Körper als Gas oder Dampf der Luft beigemengt ist und der Partialdruck des Dampfes einen gewissen Wert, den Schwellenwert, übersteigt. Ist die Konzentration des Dampfes in der Luft bekannt, so ist damit aueh sein Partialdruek gegeben. Handelt es sieh um den Geruch eines flüssigen oder festen Körpers, so ist der Partialdruek des Dampfes innerhalb der Nase abhängig von dem Dampfdruek der Substanz für die gegebene Temperatur, von der Größe der verdampfenden Oberfläehe und von ihrer Entfernung von der Nase. Bei bewegter Luft kann die Ausbreitung des rieehenden Dampfes eine sehr ungleiche werden.

Auf der Veränderung der Größe der verdampfenden Oberfläehe beruht der Geruchmesser oder Olfaktometer von Zwaardemaker, (Physiologie d. Geruchs, Leipzig, 1895, S. 85 ff.). Fig. 64. Derselbe läßt die Einatmungsluft dureh ein Rohr von veränderlieher Länge streichen, dessen Wand mit der rieehenden Substanz getränkt ist.

Durch Aufsuchen der Rohrlänge, bei der die Wahrnehmung auftritt, läßt sich eine Messung von Geruchsschwellen oder der reziproken „Riechschärfe", in willkürlichen Einheiten, rasch bewerkstelligen.

Da die Regio olfactoria zahlreiche Drüsen führt (Exner, 1872, Wiener Sitzungsber. 65, III, 7) so ist die Oberfläche der Schleimhaut mit deren (schleimigen oder serösen?) Sekret überzogen. Die erregenden Stoffe müssen sich in dieser Flüssigkeitsschicht lösen, bevor sie an die nervösen Apparate gelangen können. Für die unwägbar geringen Stoffmengen, die zur Geruchserregung genügen, dürfte die erforderliche Wasserlöslichkeit wohl stets vorhanden sein. Es ist unter diesen Umständen sehr wahrscheinlich, daß die riechenden Substanzen auch dann erregen, wenn sie in wässeriger Lösung in die Nase eingeführt werden, Aronsohn, A. f. P. 1886, 321. Die für entscheidende Versuche erforderliche vollständige Entfernung der Luft aus der Nasenhöhle ist indessen schwierig. Auch ist die außerordentliche Empfindlichkeit der Riechschleimhaut gegen differente Lösungen ein ernstliches Hindernis (Rollet, 1899, A. g. P. 74, 411). Ob die nach Exstirpation des Gassersehen Knotens anscheinend stets auftretende Schwächung des Riechvermögens auf der operierten Seite auf einer Verminderung des Nasensekretes oder auf einer Mitwirkung des Trigeminus an den Geruchsempfindungen beruht, ist eine offene Frage (Fed. Krause, Neuralgie des Trigeminus, Leipzig 1896, S. 91).

Die Bewegungs- und Lageempfindungen

umfassen eine Summe von Empfindungen, die teils von der Oberfläche des Körpers stammen und dann im wesentlichen Druckempfindungen sind, teils aus den tiefen Teilen, deren Nerven in einem früheren Abschnitte (S. 270) als propriozeptive bezeichnet worden sind. Durch die Gesamtheit dieser Empfindungen erwächst dem Bewußtsein die Vorstellung von der Bewegung und Stellung der Glieder. Aus dem gleichen Zusammenwirken entstehen aber auch die Tastempfindungen im weiteren Sinne, d. h. jene Eindrücke, die durch aktives Tasten, Tasten mit bewegten Tastflächen, gewonnen werden, während bei dem passiven Tasten die Reize auf die ruhenden Tastflächen einwirken.

Das aktive Tasten gibt weit genauere Auskunft über die Beschaffenheit der Außendinge als das passive. Dies zeigt sich unter anderem bei den Webersehen Versuchen über die Unterscheidung von Gewichten, auf welche schon oben Bezug genommen wurde. Beobachtet man das Verhalten einer Person, die ein in der Hand liegendes Gewicht abschätzt, so bemerkt man, daß sie dem Gewichte kleine Bewegungen

erteilt; es wird also neben dem Druck, den das Gewicht auf die Haut ausübt und neben der Spannung, die es bei ruhiger Haltung in den Muskeln, Sehnen und Gelenkbändern erzeugt, als weiteres Kennzeichen seiner Masse auch noch die Beschleunigung benützt, die es unter der Wirkung eines Bewegungsanstoßes erfährt. G. E. Müller und Schumann (1889, A. g. P. 45, 37) haben durch sehr lehrreiche Versuche gezeigt, daß das letztere Merkmal von geradezu entscheidender Bedeutung ist für die Beurteilung von Gewichten. Zu im wesentlichen übereinstimmenden Ergebnissen ist auch Jaeobj gekommen (1893, A. e. P. 32, 49). Das Erkennen der Beschleunigung ist aber im Grunde nichts anderes als die Wahrnehmung des zeitlichen Ablaufes des Druckes und der Spannungen in den einzelnen Teilen des bewegenden Gliedes.

Daß es Empfindungen des Drucks oder der Spannung gibt, die nicht durch die Haut vermittelt werden, läßt sich einwandfrei zeigen, indem man einen Arm in Quecksilber taucht. Hier fehlen, wie bereits oben erwähnt wurde, die Druckempfindungen von seiten der Haut, während der starke zu überwindende Auftrieb in Form von Druck oder Spannung namentlich im Schultergelenk sehr deutlich empfunden wird. Von besonderer Wichtigkeit für die Leistungen des tiefen Drucksinnes sind die Beobachtungen des Selbstversuches von Head (Brain Novemb. 1908) wobei die Hautnerven für einen Teil des Vorderarms und der Hand durchtrennt wurden.

Bei Tieren läßt sich die Bedeutung der genannten zentripetalen Impulse nur aus den Bewegungsstörungen erschließen, zu denen ihr Verlust führt. Durchschneidet man einem Tiere die hinteren Wurzeln einer Extremität, so stellt sich eine als Ataxie bezeichnete fehlerhafte Innervation der Muskeln ein, die nicht auftritt, wenn nur die aus der Haut kommenden zentripetalen Bahnen unterbrochen sind (Cl. Bernard, 1858, Leçons, sur la physiol. du système nerv., Paris, 254). Diese experimentell hervorgerufenen Bewegungsstörungen haben die größte Ähnlichkeit mit den bei gewissen Rückenmarkskrankheiten, besonders bei Tabes dorsalis auftretenden (H. E. Hering, 1896, A. e. P. 38, 266).

In dem ataktischen Stadium der Tabes sind die aus der Haut kommenden zentripetalen Bahnen wenig oder gar nicht beeinträchtigt, die des Bewegungsapparates dagegen sehr stark. Im Bewußtsein des Kranken macht sich der Ausfall weniger bemerklich, als man nach den auffallenden Bewegungsstörungen erwarten sollte. Dies weist darauf hin, daß es sich bei den fraglichen Störungen nicht so sehr um eine abnorme willkürliche Innervation als vielmehr um die Schwächung oder den Ausfall von Reflexen handelt, die unter normalen Verhältnissen jede in Ausführung begriffene Bewegung mäßigen und modifizieren. Sherrington, Textbook, Edinburgh and London 1900, II, 1018.

Wird von einem Muskelnerven ein Zweig durchschnitten und der zentrale Stumpf gereizt, so tritt neben der reflektorischen Erregung des zugehörigen Muskels Hemmung der Antagonisten ein (Sherrington, Proc. R. Soc. 1893, 52 und 1896, 59). Ebenso wirkt mechanische Erregung des Muskels oder seiner Sehne; vgl. oben die Erörterungen über den Kniereflex. Daraus folgt, daß die Dehnung, die der Antagonist einer in Ausführung begriffenen Bewegung erfährt, zu seiner Erregung und damit zu einer Dämpfung der Bewegung führen muß, die in Wegfall kommt, sobald der zentripetale Apparat der Muskeln Schaden leidet (H. E. Hering, 1897, A. g. P. 68, 1). Neben diesen auf die Skelettmuskeln sich erstreckenden Reflexen sind auch Wirkungen auf die Atmung (Goldscheider, Ges. Abh. II, 282) und auf die Gefäße (Kleen, 1890, Sk. A. 1, 247; Tengwall, 1895, ebenda 6, 225) beobachtet.

Die Muskeln sowie ihre Sehnen und Faszien sind reich an zentripetalen Nerven mit eigentümlichen Endorganen. Nach Sherrington sind ein Viertel bis die Hälfte der zu den Gliedermuskeln gehenden Nervenfasern zentripetal leitend (1894, J. of P. 17, 211). Die Endorgane sind folgende: In den Muskeln die sog. Muskelspindeln, in den Sehnen die namentlich von Golgi studierten Sehnenspindeln, in den Scheiden und Faszien echte und modifizierte Vater-Pacinische Körperchen. (Sherrington, Textb. of Phys. London 1900, p. 1006 ff.)

Die durch diese Nerven vermittelten Empfindungen setzen sich zusammen zu einem Gesamtbilde der in dem Bewegungsapparate vorhandenen Druck- und Zugspannungen. Ihnen verdankt der Mensch, auch bei Ausschluß anderer Orientierungsmittel, eine mehr oder weniger zutreffende Vorstellung von der Lage der Glieder sowie von den passiven und aktiven Bewegungen derselben. Über den Grad der Genauigkeit, der hierbei erreicht wird, geben die Versuche von Delage, Aubert, Saehs und Meller (1903, Z. f. Ps. 31, 89), Spearman (1906, Wundts Psychol. Studien 1, 388) u. a. Auskunft. Im allgemeinen werden nur bequeme, d. h. mittlere Lagen einigermaßen richtig beurteilt, während extreme Lagen zu erheblichen konstanten Fehlern führen. Dagegen sind die Empfindungsschwellen für Gelenkbewegungen überraschend niedrig ($\frac{1}{2}$—1 °), wie namentlich durch die eingehenden Untersuchungen von Goldscheider festgestellt worden ist (Ges. Abh. 2. Band).

Die Einordnung des Körpers in den Raum.

Mit der Kenntnis der Gliederstellungen und Gelenkbewegungen ist noch nichts ausgesagt über seine Lage und Geschwindigkeit im umgebenden Raume. Die Erfahrung lehrt, daß Täuschungen über die Himmelsrichtung sehr leicht eintreten, kaum jemals dagegen eine Verwechslung von oben und unten. Die Richtung der Schwerkraft muß

also irgendwie wahrnehmbar sein. Die nächste Annahme ist, daß der Tastsinn dafür verantwortlich ist. Der Druck, den die Unterstützungsfläche beim Stehen, Sitzen oder Liegen durch die Schwere des Körpers erfährt, führt zu einer Deformation der Haut und zu Tastempfindungen, die zweifellos in der angegebenen Richtung verwertet werden. Daß indessen diese Empfindungen nicht allein in Betracht kommen können, folgt aus der Erfahrung, daß unter Wasser die fraglichen Tastempfindungen fortfallen, nicht aber das erwähnte Orientierungsvermögen; es führen ferner Störungen im Gebiete des Tastsinns nicht zur Desorientierung.

Es muß demnach eine Einrichtung vorhanden sein, durch welche die Richtung der Schwerbeschleunigung auch bei Ausschluß des Gesichts- und Tastsinnes wahrgenommen werden kann. Existiert aber ein solches Organ, so ist zu erwarten, daß es unter der Wirkung von anderen beschleunigenden Kräften ebenso gut wie durch die Schwere in Tätigkeit gerät.

Diese Fragestellung ist zuerst von E. Mach klar ausgesprochen und durch trefflich ersonnene Versuche geprüft worden (Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, Leipzig, 1875). Unterwirft man sich auf der Drehscheibe, möglichst entfernt von deren Achse, der passiven Rotation, so wird zunächst der Beginn der Drehung und der Drehungssinn richtig erkannt. Ist aber dafür gesorgt, daß die Drehgeschwindigkeit weiterhin konstant bleibt, so hört, bei geschlossenen Augen, die Empfindung der Drehung vollkommen auf. Dagegen ist in diesem Stadium des Versuchs andauernd eine Täuschung über die Richtung der Vertikalen vorhanden. Der Beobachter hält alle vertikalen Linien für geneigt, dagegen Linien von gewisser objektiver Neigung für vertikal. Die Neigung dieser scheinbar Vertikalen ist derart, daß sie sich mit ihrem oberen Ende der Drehungsachse nähert und zwar um um so stärker, je schneller die Drehung stattfindet. Die für vertikal gehaltene Richtung stellt die Resultante der beiden einwirkenden beschleunigenden Kräfte, der Schwerkraft und der Flichkraft, dar, womit ihre Wahrnehmbarkeit bewiesen ist.

Das fragliche Organ vermittelt indessen nicht nur die Vorstellung über die Richtung der Vertikalen, sondern auch charakteristische Reflexe. Jede Änderung der Körperstellung relativ zur Vertikalen ist zwangsmäßig gefolgt von einer durch die ganze Zeit der Stellungsänderung anhaltenden eigentümlichen Augenstellung. Wird z. B. der Kopf gegen eine Schulter geneigt, so drehen sich die Augen in entgegengesetzter Richtung um einen Winkel, der, je nach dem Grade der Kopfneigung, $^1/_5$—$^1/_{11}$ der letzteren Größe ist. Diese willkürlich nicht herbeiführbaren Raddrehungen des Auges werden als kompensatorische bezeichnet. Sie sind unabhängig von der Lagerung des Rumpfes und

der Extremitäten und zeigen, daß das für die Schwerkraft empfindliche Organ sich im Kopfe befinden muß. Viel ausgiebiger sind die kompensatorischen Raddrehungen bei Tieren (W. A. Nagel, 1896, Z. f. Ps. 12, 331). Kompensatorische Raddrehungen der Augen treten auch bei dem vorerwähnten Versuch auf der Drehscheibe ein. Das unter dem Einfluß der Schwere reflektorisch wirksame Organ ist somit auch für die Zentrifugalkraft empfindlich (Breuer und Kreidl, 1898, A. g. P. 70, 494).

Es läßt sich zeigen, daß neben dem auf geradlinige Beschleunigungen reagierenden Organ noch ein weiteres im Kopfe vorhanden sein muß, das für Dreh- oder Winkelbeschleunigungen empfindlich ist. Es wurde bereits erwähnt, daß eine auf der Drehsscheibe ausgeführte Rotation nur so lange erkannt wird, als die Drehgeschwindigkeit wächst. Die Empfindung hört auf, sobald die Umdrehungsgeschwindigkeit konstant geworden ist. Nimmt die Geschwindigkeit ab, so entsteht die Empfindung einer Drehung im umgekehrten Sinne. Letztere Empfindung ist um so heftiger, je rascher die Drehung angehalten wird. Der Versuch zeigt, daß nicht die Drehung als solche, d. h. nicht die jeweilige Winkelgeschwindigkeit, sondern nur ihre Änderungen, mit anderen Worten die Winkelbeschleunigungen wahrgenommen werden als Drehungen, deren Richtung und Intensität durch das Vorzeichen und die absolute Größe der Beschleunigung bestimmt wird.

Wird eine durch längere Zeit fortgesetzte rasche Umdrehung plötzlich unterbrochen, so tritt das Gefühl der Gegendrehung mit großer Heftigkeit und durch viele Sekunden anhaltend auf, begleitet von Eingenommenheit des Kopfes, Schwindel und Ekelgefühl. Die Achse der Scheindrehung kann durch Wendungen des Kopfes verlagert werden, woraus folgt, daß auch diese Täuschung durch ein im Kopf gelegenes Organ vermittelt wird (Mach, a. a. O. 27).

Passive wie aktive Drehungen des Körpers um seine vertikale Achse sind von eigentümlichen Augenbewegungen begleitet, die als nystagmatische bezeichnet werden. Die Augen bleiben zunächst gegen den Kopf zurück, um schließlich mit einem Ruck im Sinne der Drehrichtung vorwärts bewegt zu werden, worauf sich der Vorgang in der gleichen Weise wiederholt. Der Nystagmus tritt bei geschlossenen wie offenen Augen ein, er verschwindet, sobald das Gefühl der Drehung aufhört, um beim Anhalten neuerdings, aber in entgegengesetzter Richtung einzusetzen; er steht demnach in enger Beziehung zur Drehempfindung.

Einen Hinweis auf den Ort im Kopfe, der für die Beschleunigungen empfindlich ist, geben gewisse Erfahrungen an Taubstummen. Kreidl hat gezeigt (1891, A. g. P. 51, 119), daß ein erheblicher Prozentsatz

derselben bei passiver Drehung weder die nystagmatischen Augenbewegungen aufweist, noch der Täuschung über die Richtung der Vertikalen unterliegt. Bei Tieren führt die operative Entfernung des Labyrinths zum Teil zu sehr starken Ausfallserscheinungen, die kurz nach der Operation am deutlichsten sind, aber auch bei langer Beobachtung nicht völlig zurückgehen. Vögel sind durch die Operation stärker gestört als Säugetiere. Labyrinthlosen Tieren eigentümlich ist die Schwäche und Volumabnahme vieler Muskeln, namentlich der zur Haltung des Kopfes und Körpers dienenden. Reizung der Bogengänge führt zu charakteristischen Kopfdrehungen (J. R. Ewald, Nervus octavus, Wiesbaden 1892).

Das häutige Labyrinth ist ein Kanalsystem mit bindegewebiger Wand, einer Auskleidung von einschichtigem Pflasterepithel und einem aus Lymphe (Endolymphe) bestehenden flüssigen Inhalt. Es erfüllt den im Felsenbein ausgesparten Raum, das knöcherne Labyrinth, nur zum Teil. Der freibleibende, von Bindegewebszügen und Gefäßen durchzogene Raum ist mit der Außenlymphe oder Perilymphe erfüllt. Das häutige Labyrinth zerfällt in zwei Hälften, die nur durch den engen Ductus utriculo-sacecularis miteinander in Verbindung stehen. Die vordere Hälfte besteht aus dem häutigen Schneckenkanal und dem Saeculus, die hintere Hälfte aus dem Utriculus mit den drei Bogengängen. Die Schnecke erhält Nervenfasern aus der feinfaserigen Hälfte des sog. N. acusticus, welche als N. cochleae bezeichnet wird. Die übrigen Abschnitte erhalten ihre Nerven aus dem dickfaserigen N. vestibuli. Dieselben versorgen aber nicht die ganze Fläche dieser Abschnitte des häutigen Labyrinths, sondern nur gewisse, relativ kleinfläehige Teile desselben, welche durch ein Epithel von besonderer Form und Größe ausgezeichnet sind. Diese Stellen sind die Otolithenflecke des Sacculus und Utriculus und die Cristae oder Leisten, welche sich in den Ampullen der Bogengänge gegen das Lumen des Kanals erheben. Die Cristae besitzen ein Epithel aus hohen, zylindrischen, haartragenden Zellen. Die Haare ragen in den Ampullenraum hinein und sind an der Spitze zu einem eigentümlichen Schopf verklebt (J. Breuer, 1903, Wiener Sitzgsb. 112, 315). Auch die zylindrischen Zellen an den sog. Maculae acusticae besitzen Haare. Dieselben sind aber zu einer über dem Epithel schwebenden Platte vereinigt, auf welcher, in eine gelatinöse Masse eingebettet, Kriställchen aus kohlensaurem Kalk, die sog. Otolithen oder Gehörsteinchen liegen (J. Breuer, 1890, A. g. P. 48, 195).

Man nimmt an, daß je nach der Haltung des Kopfes die Spannung der durch die Otolithen beschwerten Haare sich ändert und daß hierdurch die Epithelzellen und weiterhin die Nerven erregt werden, welche die Epithelien dicht umspinnen. Auf diese Weise wäre ein Einfluß der

Schwerkraft, wie überhaupt jeder beschleunigenden Kraft, auf das Nervensystem verständlich.

Die Bogengänge wirken dagegen nach einer schon von Mach begründeten Annahme in der Weise, daß bei jeder Kopfdrehung der flüssige Inhalt eines oder mehrerer Bogengänge einen Bewegungsantrieb erhält, wodurch die Epithelhaare gespannt werden, was dann wieder zur Auslösung einer Nervenerregung führt. Ein derartig wirkendes Organ würde auch insofern den gestellten Erwartungen genügen, als es nur im Beginne einer Drehung zu einer relativen Verzögerung des flüssigen Inhalts gegen die Kanalwand kommt, zu einem Aufhören dieses Bewegungsantriebes bei länger dauernder Drehung und zu einem Bewegungsantrieb in entgegengesetzter Richtung, sobald die Drehung unterbrochen wird. Damit wären die beiden entgegengesetzten Empfindungen zu Beginn und zu Ende der Drehung, sowie die Empfindungslosigkeit während derselben in Übereinstimmung.

Es ist eine auffallende Tatsache, daß je zwei Bogengänge in der Weise zusammengehören, daß sie nahezu in einer Ebene bzw. in zwei zu einander parallelen Ebenen liegen. Die beiden Bogen eines Paares unterscheiden sich aber insofern, als der Weg aus dem Bogen in die Ampulle in entgegengesetzter Richtung verläuft. Nimmt man an, daß eine Erregung des Apparates nur dann stattfindet, wenn die Drehung im angedeuteten Sinne geschieht, so würde ein zusammengehöriges Paar von Bogengängen orientieren über Drehungen um ein und dieselbe Achse, aber jeder der beiden Bogen nur über eine der beiden möglichen Drehungsrichtungen. Diese Annahme hat nach den gegenwärtigen Kenntnissen von den spezifischen Leistungen einzelner Teile eines Sinnesapparates eine große Wahrscheinlichkeit für sich. Für sie sprechen auch gewisse von Ewald mitgeteilte Beobachtungen an Tauben, deren Bogengänge mechanisch gereizt wurden, a. a. O. 264.

Von den beiden eben beschriebenen Sinneseinrichtungen des Labyrinths besitzen die Otolithen zweifellos eine sehr alte phylogenetische Geschichte. Sie finden sich anscheinend ausnahmslos bei den Wirbeltieren, aber auch bei vielen Wirbellosen. Die Bedeutung der Otolithenorgane für die Lokomotion der Tiere erhellt aus den Versuchen von Breuer, 1890, A. g. P. 48, 195; Loeb, 1891, ebenda 49, 175; Verworn, 1891, ebenda 50, 423; Besonders beweisend sind die Versuche von Kreidl, Wiener Sitzungsber. 10. Nov. 1892 und 5. Januar 1893 und von Prentiss (1901, Bull. Mus. Comp. Zool. 36), in welchem Krebse zur Herstellung eiserner Otolithen veranlaßt wurden, worauf die völlig normalen Tiere auf magnetische Kräfte wie auf die Schwerkraft reagierten. Die niederen Wirbeltiere zeichnen sich aus durch den Besitz von drei Otolithenorganen auf jeder Seite, während der Mensch und

die Säugetiere deren nur zwei haben. Der Verlust des dritten Otolithenpaares ist in der Weise zu verstehen, daß sich aus ihm die Schnecken gebildet haben, eine Umwandlung, welche bei den Vögeln deutlich zu verfolgen ist.

Die Tatsache, daß beiderseits drei Bogengänge vorhanden und daß sie in drei ungefähr aufeinander senkrecht stehenden Ebenen orientiert sind, kann nur so gedeutet werden, daß diese Anordnung es ermöglicht, zugleich aber auch genügt, um jede, in was immer für einer Ebene stattfindende Drehung wahrzunehmen, da eben unter allen Umständen eine Wirkung auf einen oder mehrere Apparate stattfinden muß. Dagegen kann der Bau des Organs nicht die Grundlage für die dreidimensionale Mannigfaltigkeit der Raumvorstellungen bilden, weil nicht die Gestalt des Sinnesapparates, sondern die dasselbe erregenden Drehungen Gegenstand der Wahrnehmungen sind. Keine der unendlich vielen möglichen Drehungen ist aber an sich eine bevorzugte. Eine solche Auswahl kann erst stattfinden, wenn die Drehung in Beziehung gesetzt wird zu bestimmten aus anderen Gründen ausgezeichneten Ebenen oder Richtungen, wie die Symmetrieebene des Körpers, die Richtung der Schwerkraft u. dgl. mehr.

Vierzehnter Teil.

Die Leistungen der Sinne. II. Hälfte.

Die Gehörs- oder Schallempfindungen

haben neben ihrer besonderen Modalität die Eigentümlichkeit, daß sie durch Verschluß des äußeren Gehörganges geschwächt, unter Umständen sogar aufgehoben werden. Man trennt die Schallempfindungen in Tonempfindungen und Geräuschempfindungen. Alle Schallempfindungen, die sich durch einen glatten, stetigen Verlauf auszeichnen, nennt man Töne, während die Geräusche, wenn sie nicht so kurz dauern, daß man nur von einem Knall oder Stoß sprechen kann, durch ihre Rauigkeit und Unstetigkeit auffallen. Es ist durch diese Gegenüberstellung nicht ausgeschlossen, daß die beiden Arten von Empfindungen ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. Die meisten Geräusche besitzen eine mehr oder weniger ausgesprochene „Ton-"höhe, während anderseits aus einer genügend raschen Knallfolge Töne entstehen können (Hensen, 1907, A. g. P. 119, 249). Vielfach sind Töne mit Geräuschen verbunden; man bezeichnet solche Töne als rauh, heiser, pfeifend, kratzend etc.

Untersucht man die Beschaffenheit der Reize, die zu einer Tonempfindung führen, so findet man, daß der tönende Körper der tastenden Hand eine schwirrende Empfindung mitteilt. Dem Auge erscheinen die Konturen des tönenden Körpers unscharf. Verzeichnet man die Bewegung auf einer mit gleichmäßiger Geschwindigkeit bewegten Schreibfläche, so erhält man, je nach der Natur des tönenden Körpers, sehr verschiedene Kurven. Doch stimmen alle darin überein, daß sie aus regelmäßig wiederkehrenden gleichen Stücken bestehen, die als Schwingungen bezeichnet werden. Die Dauer eines solchen Abschnittes heißt Schwingungsdauer oder Schwingungsperiode. Je mehr solcher

Perioden in der Zeiteinheit aufeinander folgen, desto größer ist die Schwingungszahl und desto höher der Ton. Je größere Exkursionen oder Ausweichungen aus der Gleichgewichtslage der Körper dabei ausführt, desto größer ist die Geschwindigkeit, mit der er durch die Gleichgewichtslage hindurchgeht und desto stärker der Ton. Physikalisch versteht man unter der Intensität des Tones die lebendige Kraft, die der schwingende Körper bei seinem Durchgange durch die Gleichgewichtslage besitzt, ein Wert, der dem Quadrat der Geschwindigkeit bzw. dem Quadrat der Amplitude proportional ist.

Die Erfahrung, daß ein tönender Körper für die Tastnerven und für das Auge schwingt und daß beliebige, in regelmäßiger Wiederkehr stattfindende Bewegungen den Gehörseindruck eines Tones hervorrufen können, führt zu der Aussage, daß der Ton außerhalb des Ohres aus Schwingungen besteht, und daß das Ohr ein Organ ist, das Schwingungen in Gestalt anhaltender und stetiger Töne zum Bewußtsein bringt.

Die Möglichkeit, periodische Bewegungen als Töne zu hören, ist indessen eine begrenzte. Schwingungen, deren Zahl auf 30 in der Sekunde sinkt, erregen eine Tonempfindung, wenn überhaupt, nur äußerst schwach, der vorherrschende Eindruck ist ein flatterndes Geräusch (Schäfer, 1909, E. d. P. 8, 1). Die obere Grenze für die Hörbarkeit liegt bei etwa 20 000 Schwingungen; sie ist wie die untere von der Intensität des Tones außerdem aber auch von dem Alter der Versuchsperson abhängig: Die obere Hörgrenze pflegt mit fortschreitendem Alter nach unten zu rücken (Presbyakusis). Der geringen Empfindlichkeit des Ohres für Schwingungen in der Nähe der angegebenen Grenzen steht eine außerordentlich hohe für Töne von 1000—5000 Schwingungen gegenüber. Hier genügt eine Energiemenge von $2{,}5 \cdot 10^{-12}$ erg pro cm^2 und sek zur Erregung des Ohres, während die tiefsten Töne 100 millionenmal stärker sein müssen (Max Wien, 1903, A. g. P. 97, 1). Unterschiede der Tonhöhe werden am besten in den Grenzen von 200—600 Schwingungen wahrgenommen; die Schwelle beträgt hier 0,4 bis 0,5 einer Schwingung (Max Meyer, 1898, Z. f. Ps. 16, 352).

Ein schwingender Körper wird abwechselnd die Luft vor sich hertreiben und dabei eine Drucksteigerung erzeugen, dann wieder zurückschwingen und hinter sich eine Druckverminderung zurücklassen. Die Verdichtungen und Verdünnungen der Luft breiten sich, sofern nicht Hindernisse vorliegen, nach allen Seiten aus; sie bilden beständig sich vergrößernde Kugelschalen, die mit einer Geschwindigkeit von rund 330 m/sek vorwärts schreiten. Es führen dabei alle Luftteilchen dieselbe Bewegung, aber zu verschiedener Zeit aus, worin das Merkmal einer Wellenbewegung besteht. Die Schallwellen sind longitudinale Wellen,

d. h. solche, bei welchen die Teilchen in derselben Richtung schwingen, in der die Fortpflanzung der Bewegung stattfindet. Den augenblicklichen Bewegungszustand eines schwingenden Teilchens nennt man seine Phase.

Da ein tönender Körper regelmäßig schwingt, so folgen die Luftverdichtungen und Verdünnungen in gleichen Abständen hintereinander. Macht der Körper 330 Schwingungen pro Sekunde (eingestrichenes c oder c^1), so hat die erste der 330 Schwingungen nach einer Sekunde eine Kugelwelle von 330 m Radius erzeugt, die 331ste ist eben im Entstehen begriffen und der Raum zwischen der letzteren und der ersten Welle wird von 330 Kugelschalen erfüllt sein, die je ein 1 m von einander entfernt sind. Die Wellenlänge beträgt somit für diese Schwingungszahl 1 m.

Sind statt eines tönenden Körpers zwei oder mehrere vorhanden, so empfangen die Luftteilchen mehrfache Anstöße und führen Schwingungen aus, welche die Resultierende der gleichzeitig stattfindenden Einwirkungen darstellen. Das Ohr ist imstande, aus den hierbei entstehenden, meist sehr verwickelten Luftschwingungen die zusammenklingenden Töne herauszuhören. Es besitzt somit analysierende Fähigkeiten. Es kann auch vorkommen, daß gleichstarke aber entgegengesetzt gerichtete Anstöße sich vernichten. Man spricht dann von Interferenz der Schwingungen.

Die einfachste Schwingungsform ist jene, bei welcher der schwingende Körper in die Gleichgewichtslage zurückgetrieben wird durch Kräfte, die seiner Ausweichung, d. h. seiner Entfernung von der Gleichgewichtslage proportional sind. Dies trifft bei elastischen Schwingungen und auch beim Pendel zu für den Fall, daß die Ausweichungen klein sind. Die Ausweichung ist dann eine Sinusfunktion der Zeit. Man bezeichnet eine solche Schwingung als Pendel- oder Sinusschwingung. Nur wenige tönende Körper machen so einfache Schwingungen. In der Regel handelt es sich um verwickelte Bewegungsformen, die aber aufgefaßt werden können als Zusammensetzungen einer größeren oder geringeren Zahl von einfachen Schwingungen. Eine solche Zerlegung hat nicht nur eine mathematische oder theoretische Bedeutung, sondern auch eine physiologische, weil die Erfahrung lehrt, daß das Ohr in gleicher Weise verfährt und die genannten Schwingungsformen nicht als einfache, sondern als zusammengesetzte oder als einen Klang auffaßt. Man nennt die Bestandteile, in die der Klang für die Empfindung zerfällt, seine Teiltöne und unterscheidet unter ihnen den tiefsten als Grundton, die übrigen als Obertöne (Helmholtz, Die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig, 1877). Je nach der Zahl, Lage und Stärke der Obertöne erhält der Klang einen verschiedenen als Klangfarbe bezeichneten Charakter.

Klänge verschiedener Farbe müssen, auch bei übereinstimmendem Grundton, eine verschiedene Schwingungsform besitzen. Verschiedenheit der Schwingungsform ist ferner dann gegeben, wenn die Schwingungen der Teiltöne eines bestimmten Klanges eine zeitliche Verschiebung gegeneinander, eine sog. Phasenverschiebung, erleiden. So sind in Fig. 65 zwei Schwingungsformen dargestellt, die aus denselben beiden Sinusschwingungen zusammengesetzt sind, sich aber dadurch voneinander unterscheiden, daß unten die schnellere Schwingung (die Oktave) um ein

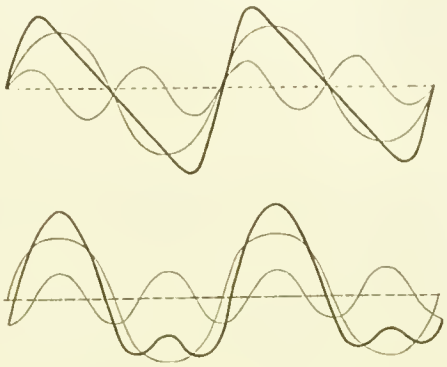


Fig. 65. Zusammensetzung zweier Sinusschwingungen (Grundton und Oktave) mit dem Amplitudenverhältnis 2:1, oben ohne Phasenverschiebung, unten mit einer Verschiebung von 1/4 Schwingung der Oktave. Die resultierende Schwingung ist stark ausgezogen.

Viertel ihrer Wellenlänge nach rechts verschoben ist. Vielfache Prüfungen haben ergeben, daß eine solche Phasenverschiebung keinen Einfluß hat auf den Charakter des Klanges (Hermann, 1894, A. g. P. 56, 467), woraus zu schließen ist, daß das Ohr die Schwingungsform nicht als solche wahrnimmt, sondern nur die aus der Analyse sich ergebenden Teilschwingungen. Bevor diese Fähigkeit näher erörtert werden kann, ist erst die Einwirkung der Schwingungen auf das Ohr zu betrachten.

Die Übertragung der Schwingungen auf das Ohr.

Die Schwingungen eines tönenden Körpers können dem Ohre entweder durch die Luft oder durch die Schädelknochen zugeführt werden. Letzteres findet statt, wenn man eine schwingende Stimmgabel auf den Scheitel oder auf den Warzenfortsatz aufsetzt; die Schwingungen erreichen dann mit Umgehung des Mittelohres das Labyrinth und die dort befindlichen Nervenenden. Letztere Art der Leitung ist übrigens stets mit der gewöhnlichen Luftübertragung verbunden, denn die auf den Schädel eindringenden Schallwellen werden

nicht nur das Trommelfell sondern auch die Knochen, diese freilich mit viel geringerer Intensität, in Schwingung versetzen. Man hat diese Art der Leitung als indirekte Knochenleitung bezeichnet (Schäfer, 1905, im Handb. d. P. 3, 573). Die Prüfung des Hörvermögens bei Knochenleitung ist ein wichtiges Hilfsmittel der ohrenärztlichen Untersuchung. Sie ist auch für eine Reihe von physiologischen und psychologischen Fragen von Bedeutung, weil auf dem Wege der Schädelknochen die Schwingungen eines Ohres auf das andere übertragen werden und dort zur Verstärkung einer unterschwelligen Erregung, zu Schwebungen und Kombinationstönen Veranlassung geben können. Die Schallschwingungen der Schädelknochen übertragen sich auch rückwärts auf die Gehörknöchelchen und das Trommelfell und werden durch dieses teilweise an die Luft abgegeben.

Die Übertragung der Schallschwingungen geschieht in der Regel durch die Luft, wobei Ohrmuschel, äußerer Gehörgang und Trommelfell die aufnehmenden Apparate darstellen. Die menschliche Ohrmuschel ist, verglichen mit den größeren und beweglicheren Muscheln vieler Säuger ein verkümmertes Organ. Trotzdem ist sie für das Hören nicht belanglos, denn ihr Verlust bedingt eine Verringerung der Hörschärfe. Ihre Rolle kann aber nicht die eines Schallreflektors sein, wozu ihre Dimensionen nicht genügen. Sie unterstützt das Hören vielmehr dadurch, daß sie durch die auf sie treffenden Schallwellen selbst in Schwingung gerät und diese Bewegung auf die Luft des äußeren Gehörganges und das Trommelfell überträgt.

Das wichtigste Organ für die Aufnahme der Schallschwingungen ist das Trommelfell, das seiner Bedeutung nach mit den Membranen des Telephons und des Phonographen verglichen werden kann. Gerade diese Instrumente zeigen aber auch die Schwierigkeit der Aufgabe, welche darin besteht, Töne von beliebiger Höhe gleich gut aufzunehmen und zu übertragen. Glatt gespannte Membranen haben einen ausgesprochenen Eigenton und schwingen nur auf einen kleinen Bereich von Tonhöhen kräftig mit. Viel zweckmäßiger sind Membranen, die nach Art des Trommelfells trichter- oder kegelförmig eingezogen sind und durch Verbindung mit einem festen Körper eine starke Dämpfung erhalten (Hensen, Handbuch d. Physiol. Leipzig 1880, III, 2, 46 und 1886, Z. f. B. 23, 291; A. Fick, Beiträge zur Physiologie, Festschrift für C. Ludwig, Leipzig, 1886, 23; Hermann, 1890, A. g. P. 47, 347). Beim Trommelfell wird diese Dämpfung durch den mit ihm verwachsenen Hammer bewirkt, der durch straffe Bänder an den Wänden der Paukenhöhle befestigt ist. Die leicht konvexe Wölbung gegen den äußeren Gehörgang, welche die Radien des Trommelfells zeigen, ist durch die Spannung seiner Zirkulärfasern bedingt.

Eine zweite wichtige Leistung des Trommelfells besteht darin, daß es die relativ großen Verschiebungen, welche ihm durch die Luftschwingungen erteilt werden, in kleine Bewegungen des Hammers und damit der anderen Gehörknöchel umsetzt. Betrachtet man eine Radiärfaser des Trommelfells für sich allein, und schreibt ihr Unausdehnbarkeit zu, so muß eine Änderung ihrer Krümmung zu einer Annäherung oder Entfernung ihrer Enden führen, die, wie Helmholtz näher ausgeführt hat, kleiner ist, als die Bewegung ihrer Mitte (Wissenschaftl. Abhandlungen II, 566). Nach dem Prinzip des Krafthebels können dann erhebliche, am Hammerstiel wirkende Widerstände durch den Luftdruck überwunden werden. Mit dem Hammer sind Amboß und Steigbügel so verbunden, daß sie ihm bei seiner Einwärtsbewegung folgen müssen. Dabei wird die Platte des Steigbügels in das ovale Fenster hineingedrängt.

Die Spannung des Trommelfells und damit seine Empfindlichkeit für Schalleindrücke wird durch den in der Paukenhöhle herrschenden Druck beeinflußt; der Ausgleich mit dem äußeren Luftdruck ist durch die Tuba auditiva s. Eustachii möglich. Dieser Kanal ist in seinem hinteren knöchernen Teil beständig offen, in seinem vorderen knorpeligen bzw. knorpelig-membranösen Teil in der Regel geschlossen, indem die Wände, unter Bildung eines annähernd vertikal gestellten Spaltes sich berühren. Der Verschluß kann durch Drucksteigerung im Nasenrachenraum, noch leichter durch Druckverminderung, überwunden werden; ferner bewirken gewisse Bewegungen der Schlundmuskulatur, wie sie beim Schlucken und Gähnen vorkommen (Tensor und Levator palati mollis) eine vorübergehende Öffnung. Bei offener Tube können die Schallwellen auch auf diesem Wege in das Mittelohr gelangen, wobei der Klang der eigenen Stimme bedeutend verstärkt wird. Werden von außen kommende Schallwellen sowohl durch den äußeren Gehörgang wie durch die Tube dem Trommelfell zugeführt, so erleiden die Bewegungen des Trommelfelles eine Abschwächung. Drucksteigerungen in der Paukenhöhle setzen die Hörschärfe herab, entspannen das Trommelfell und drängen es samt dem langen Hammerstiel nach außen. Dabei lösen sich die sperrzahnartig ineinandergreifenden Ränder des Hammeramboßgelenks voneinander, so daß die Gefahr einer Auswärtsbewegung aller drei Knöchel und eines Einreißens der Membran des runden Fensters vermieden ist. Helmholtz a. a. O. 545.

Die Spannung des Trommelfells wird endlich noch durch den als Tensor tympani beschriebenen Muskel bestimmt, dessen Sehne sich am Hammergriff ansetzt. Die Sehne des M. stapedius tritt von hinten an den Kopf des Steigbügels heran. Die Funktion dieses Muskels ist noch strittig.

Durch die Gehörknöchel werden die Schallschwingungen dem ovalen Fenster und weiter durch das Labyrinthwasser dem runden Fenster mitgeteilt. Die Ausbreitung des Schalles in Wasser geschieht mit einer Geschwindigkeit, die zu 1435 m/sek gemessen ist und im Knochen zu

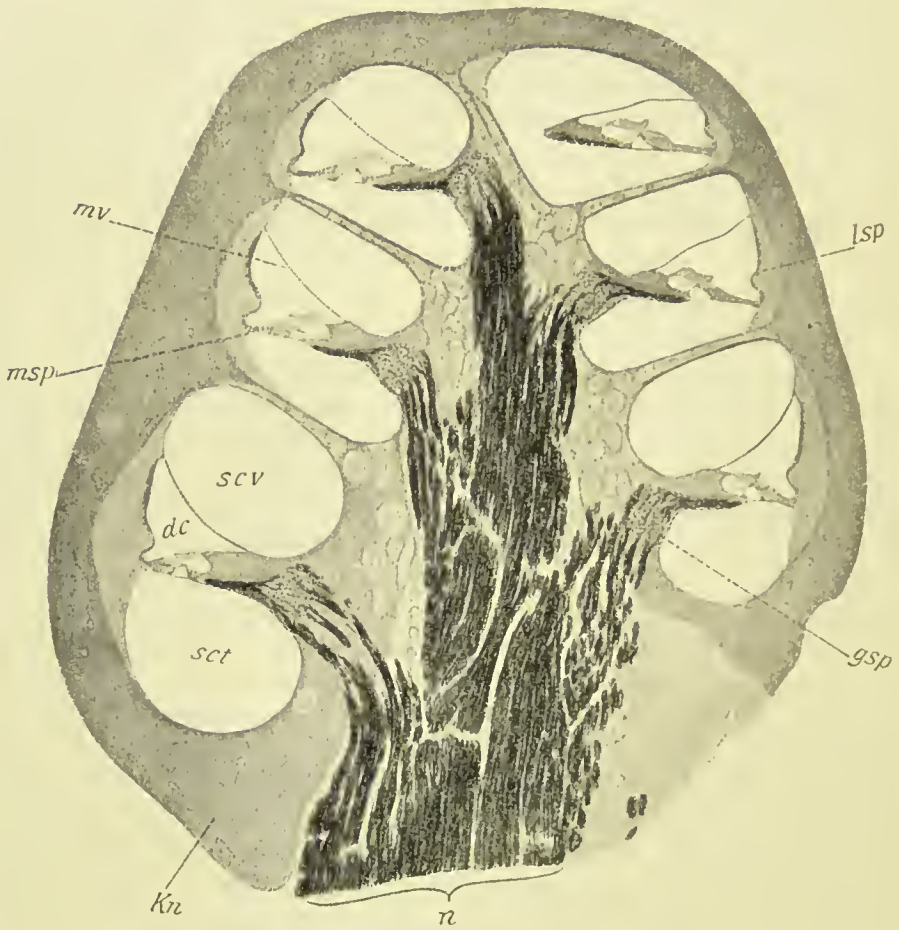


Fig. 66. Längsschnitt der Gehörschnecke einer Katze in 25facher Vergrößerung nach Sobotta, Atlas der Histologie, München 1902. *dc* Ductus cochlearis, *gsp* Ganglion spirale, *Kn* knöcherne Schneckenwand, *lsp* Ligamentum spirale, *msp* Membrana spiralis, *mv* Membrana vestibularis. *n* Nervus cochlearis, *sct* Scala tympani, *scv* Scala vestibuli.

etwa 2000 m/sek angenommen werden kann. Die Wellenlänge eines Tones von 2000 Schwingungen beträgt daher im Knochen 1 m, eine Länge, gegen welche die Dimensionen der schallleitenden Teile im Mittelohr und im Labyrinth vernachlässigt werden können. Es werden sich somit alle Teile dieser Gebilde jeweils in der gleichen Bewegungsphase

befinden, so daß sie in bezug auf die Übertragung der Schallbewegung praktisch als eine starre, mit dem Trommelfell fest verbundene Masse betrachtet werden dürfen.

Von den Bestandteilen des Labyrinths ist anscheinend nur die Schnecke befähigt Schallschwingungen in Nervenerregungen umzusetzen. Die Otolithenapparate des Vorhofs und die Cristae der Bogengänge sind oben bereits für andere Sinnesfunktionen in Anspruch genommen worden. Auch würde die träge Masse der Otolithen und die zu einem Schopfe verklebten Haare der Cristazellen die feine Abstimmung des Organs in keiner Weise verständlich machen können.

Die häutige Schnecke teilt den Raum des knöchernen Schneckenkanals in drei Abteilungen oder Treppen, deren mittlere sie selbst bildet, de Fig. 66 (S. 336). Sie ist, wie die übrigen Teile des häutigen Labyrinths, mit denen sie durch den Ductus reuniens (Henseni) verbunden ist, mit Lymphe (Endolymphe) erfüllt. Die beiden durch die häutige Schnecke getrennten, mit Perilymphe gefüllten Räume der knöchernen Schnecke werden als Vorhofstreppe sev und Paukentreppe set unterschieden. An der Spitze der Schnecke kommunizieren die beiden perilymphatischen Räume miteinander, da die Schneckentreppe schon vorher blind endigt.

Die Schneckentreppe ist mit Epithel ausgekleidet, das auf der der Paukentreppe zugewendeten Seite des Kanals eine besondere Ausbildung besitzt und die Enden des N. cochlearis aufnimmt. Dieser Teil der häutigen Schnecke ist als Spiralorgan oder Cortisches Organ bekannt. Die dort vorhandenen Epithelien sind teils eigentümlich geformte Stützzellen, teils haartragende Neuroepithelien. Letztere werden von den Nervenenden umsponnen. Die in radialer Richtung gespannten Fasern der (gegen die Paukentreppe sehenden) Basilar- oder Spiralmembran msp, die ebenfalls in radialer Gliederung auf ihr stehenden Cortischen Bögen und ihr Anhangsgebilde, die gefensterte Membran, sind oft mit einer nach bestimmten Tonschritten abgestuften Klaviatur verglichen worden. Man nimmt an, daß die Schwingung dieser Gebilde durch Vermittlung des Neuroepithels zur Erregung der Nerven führt.

Die Resonatoren des inneren Ohres.

Es ist schon oben darauf hingewiesen worden, daß das Ohr die einzelnen Töne eines Klanges unterscheidet und selbst die komplizierten Schwingungsformen der musikalischen Instrumente in die sie zusammensetzenden Pendelschwingungen, die Teiltöne, auflöst, wobei Phasenverschiebungen keine Rolle spielen. Ein solches Verhalten weist auf das Vorhandensein von Resonatoren hin, d. h. von Einrichtungen, die

auf bestimmte Tonhöhen abgestimmt sind. Denkt man sich jeden Resonator mit einer Nervenfaser verknüpft, so wäre eine Unterscheidung von Tonhöhen möglich. Nimmt man an, daß die mit einem Pfeilerpaar in radiärer Richtung verbundene Reihe von Epithelzellen bzw. die darunter befindlichen Fasern der Basilarmembran einen solchen Resonator darstellen, so reicht wie Helmholtz (1877, Tonempf., 242) auf Grund der anatomischen Verhältnisse zeigt, die Zahl derselben völlig aus für die erfahrungsgemäß unterscheidbaren Tonhöhen. Bemerkenswert ist auch, daß die Breite der Basilarmembran von der ersten Schneckenwindung bis zur Spitze beständig und zwar bis über das zwölffache zunimmt (Hensen, 1863, Z. f. wiss. Zool. 13, 492). Demnach ist die Spitze der Schnecke der Ort, wo die Resonatoren für die tiefsten Töne, die Basis der Ort, wo die Resonatoren für die höchsten Töne zu suchen sind. Klinische und experimentelle Erfahrungen stützen eine solche Annahme. Man vgl. namentlich die Untersuchung von Yoshii (1909, Arch. f. Ohrenheilk. 58, 201).

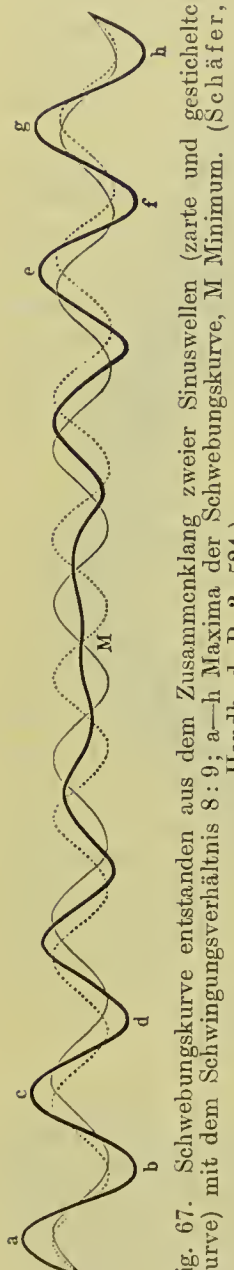


Fig. 67. Schwebungskurve entstanden aus dem Zusammenklang zweier Sinuswellen (zarte und gestichelte Kurve) mit dem Schwingungsverhältnis 8 : 9; a—h Maxima der Schwebungskurve, M Minimum. (Schäfer, Handb. d. P. 3, 524.)

Die Auffassung des Cortischen Organs als einer Reihe abgestimmter Resonatoren begegnet allerdings gewissen Schwierigkeiten infolge der winzigen Dimensionen der Teile (so würde z. B. die auf 30 Schwingungen abgestimmte Saite der Basilarmembran nur 0,5 mm lang sein); indessen ist über die Spannung und Belastung dieser Saiten zu wenig bekannt als daß die Vorstellung als unzulässig bezeichnet werden könnte. Die Theorie macht eine Anzahl von Eigentümlichkeiten der Gehörsempfindungen, sowie gewisse subjektive Erscheinungen ohne weiteres verständlich. Sie erklärt vor allem, warum das Ohr die Schallbewegung gerade in Pendelschwingungen auflöst; sie macht das langsame Anklingen der Tonempfindungen begreiflich, weil die Anstöße sich im Resonator summieren müssen. Die Helmholtzsche Theorie erklärt ferner sehr gut die Erscheinung des Schwebens zweier benachbarter Töne. Dasselbe besteht bekanntlich darin, daß der Zusammenklang der beiden Töne kein gleichmäßig andauernder ist, sondern ein rhythmisches An- und Abschwellen zeigt, das als Schweben, Schlagen oder Stoßen bezeichnet wird. In der Luft und in den mitschwingenden

Teilen des Mittelohres werden die beiden Tonschwingungen nach Art der Fig. 67 interferieren. Das innere Ohr, das die Schwingungsformen analysiert, sollte dagegen die beiden Komponenten heraushören. Dies findet jedoch nur unter gewissen von der Unterschiedsschwelle für Tonhöhen abhängigen Grenzen statt. Sind die beiden erzeugenden oder primären Töne der Höhe nach nur wenig verschieden, so werden sie in der Empfindung nicht getrennt und es entsteht der Eindruck eines einzigen in seiner Stärke veränderlichen Tons. Bei größeren Intervallen hört man die beiden Primartöne ruhend und daneben einen dritten, zwischenliegenden, in das Ohr lokalisierten „Zwischenton" (Stumpf, 1890, Tonpsychologie, 2, 480; Schäfer, 1905, in Handb. d. P. 3, 525 u. 567). Die Erscheinung ist offenbar eine Folge der starken Dämpfung, welche den Resonatoren des inneren Ohres eigentümlich ist und sie befähigt auch auf Töne mitzuschwingen, die nicht genau mit ihrem Eigenton übereinstimmen (Helmholtz a. a. O. 287).

Außer zu Schwebungen gibt der Zusammenklang zweier oder mehrerer Töne auch noch Veranlassung zur Entstehung von Kombinationstönen, insbesondere zu Tönen, deren Schwingungszahl gleich der Differenz der Schwingungen der beiden Primärtöne ist und deshalb Differenztöne genannt werden. Sie sind namentlich bei hochliegenden Primärtönen leicht wahrzunehmen. Diese Differenztöne sind objektiv (durch Resonatoren) nachweisbar, wenn die beiden Primärtöne von einem gemeinschaftlichen Luftraum aus angeblasen werden, wie dies in Harmonium oder der Doppelsirene geschieht. Auch Membranen, die von den beiden Primärtönen gleichzeitig stark angeregt werden, lassen Differenztöne entstehen. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß in den Fällen, wo der Differenzton physikalisch nicht nachweisbar ist, gleichwohl aber gehört wird, seine Entstehung in den Membranen des Ohres gesucht werden muß (Schäfer a. a. O. 525). Die Unterbrechungstöne, welche bei periodischer Unterbrechung oder Abschwächung eines primären Tones gehört werden und vielfach als unverträglich mit der Resonatoren-Theorie erklärt worden sind, haben sich in neuerer Zeit teilweise ebenfalls als objektive Töne, teilweise als Differenztöne erweisen lassen (Schäfer a. a. O. 532).

Die Auffassung der Schnecke als eines Systems von Resonatoren wird auch nicht erschüttert durch die außerordentlich ungleiche Empfindlichkeit des Ohres für Töne verschiedener Höhe, wie sie von M. Wien nachgewiesen worden ist (s. o. S. 331). Es ist, wie die Betrachtung der Fig. 68 (a. f. S.) ergibt, durchaus verständlich, daß die durch die Schallschwingungen hervorgerufenen Flüssigkeitsverschiebungen zwischen ovalem und rundem Fenster ausschließlich auf dem Wege durch das Schneckenloch geschehen müßten, wenn Vorhofstreppe und Paukentreppe durch eine starre Scheidenwand getrennt wären. Da zwischen beiden

die nachgiebige Schneckentreppe eingeschoben ist, wird sich die Übertragung der Bewegung hauptsächlich durch deren Vermittlung vollziehen, wobei die basalen Teile (d. h. die Orte der hochgestimmten Resonatoren) stärker deformiert werden müssen als die an der Spitze gelegenen (O. Fischer, 1908, Ann. d. P. u. C., 4. F. 25, 118). Derselbe Autor hat ferner darauf hingewiesen, daß bei diesen Flüssigkeitsverschiebungen die Bewegungen des Cortischen Organs und seiner Deckmembran im allgemeinen nach Größe und Richtung übereinstimmen werden, so daß eine Veranlassung zur Gehörserregung nicht vorliegt. Nur im Falle der Resonanz geraten Basilarmembran und Cortisches Organ in weit stärkere Schwingung als die Deckmembran, was dann zur Erregung der Nervenanhänge führt. Die Theorie von Helmholtz kann daher noch immer als die einfachste, alle gut beobachteten Erschei-

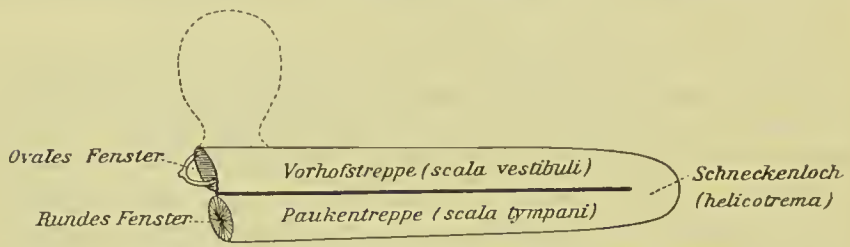


Fig. 68. Schema der Schnecke nach O. Fischer.

nungen zusammenfassende und erklärende Annahme betrachtet werden so daß ein Eingehen auf andere Theorien, die entweder eine Modifikation derselben darstellen (Hermann, 1894, A. g. P. 56, 494) oder auf ganz anderen Grundlagen ruhen (Ewald, 1899 und 1903, ebenda 76, 147; 93, 485) an dieser Stelle nicht geboten erscheint.

Wie die Wahrnehmung der Töne, so geschieht auch die der Geräusche wahrscheinlich durch die Schnecke. Auf die Verwandtschaft zwischen Tönen und Geräuschen ist schon oben (S. 330) hingewiesen worden. Aus vielen Geräuschen kann man Töne bestimmter Höhe unmittelbar heraushören und alle Geräusche haben eine ihnen eigentümliche Höhenlage, die auch in den für sie gebräuchlichen sprachlichen Bezeichnungen zum Ausdruck kommt. Geräusche können aus Tönen entstehen. Ein Tongewirr wie das Stimmen des Orchesters, der Zusammenklang vieler menschlicher Stimmen, wirken als Geräusche. Schwebungen verleihen den mit ihnen behafteten Tönen einen rauhen knarrenden Charakter. Jeder Ton, von dem nur wenige Schwingungen in das Ohr gelangen, wird als Geräusch (Knall) gehört (Exner, 1876, A. g. P. 13, 228; W. Kohlrausch, 1880, A. d. P. u. C., N. F.

10, 1). Taubheit für Töne ist auch stets mit Taubheit für Geräusche verbunden. Es liegt also kein Grund vor die Wahrnehmung der Geräusche an einen anderen Ort zu verlegen als die der Töne (man vgl. hierzu Schäfer a. a. O. 579).

Stimme und Sprache.

Von allen dem Ohre zufließenden Schallbewegungen haben die der Stimme und Sprache als Grundlagen des menschlichen Verkehrs die größte Wichtigkeit. Die menschliche Stimme wird erzeugt durch den Kehlkopf, dessen Stimmbänder die Rolle von membranösen Zungen spielen. Durch den Exspirationsstrom (seltener durch den Inspirationsstrom) in Schwingungen versetzt, unterbrechen sie rhythmisch den durchtretenden Luftstrom und bestimmen dadurch die Tonhöhe der gesungenen oder gesprochenen Vokale. Die lufthaltigen Räume der Atmungswege und des Mundes verstärken die Töne durch ihre Resonanz und verleihen ihnen eine von der jeweiligen Gestalt abhängige Klangfarbe.

Die Stimmlage ist in erster Linie abhängig von den Dimensionen des Apparats. Sie ist daher beim Erwachsenen tiefer als beim Kind, bei dem Manne tiefer als beim Weibe. Die mit der geschlechtlichen Entwickelung einhergehende Vergrößerung des Kehlkopfes führt namentlich beim Manne zu einer Vertiefung der Stimme (Stimmwechsel oder Mutation).

In zweiter Linie ist die Spannung der Stimmbänder maßgebend, die durch die Binnenmuskel des Kehlkopfs in weiten Grenzen verändert werden kann. Auch die Muskeln, die von dem Kehlkopf zu den benachbarten Skelett- und Weichteilen ziehen, wirken hierbei mit. Spannung der Stimmbänder findet statt, wenn der Schildknorpel sich dem Ringknorpel nähert (M. cricothyreoideus) und dabei die Gießbeckenknorpel festgestellt sind, was durch die vereinte Wirksamkeit einer Anzahl von Muskeln, vor allen die Mm. cricoarytaenoidei und thyreoarytaenoidei geschieht. Einen Einfluß auf die Schwingungszahl der Stimmbänder haben ferner die in ihnen eingebetteten Fasern der Mm. thyreoarytaenoidei, indem sie den Bändern vermutlich verschiedene Spannung, Dicke und Querschnittsform erteilen können. Die Spannung der Bänder ist auch von der Stärke des Anblasens abhängig. Es bedarf daher beim Singen eines Tones verschiedener Einstellungen des Apparats für piano und forte.

Die menschliche Stimme verfügt in der Regel über einen Umfang, von etwas über eine Oktave und zwar liegt

die Baßstimme in der großen und ungestrichenen Oktave,
der Bariton in der ungestrichenen,

der Tenor in der ungestrichenen und eingestrichenen,
„ Alt ebenso doch etwas höher,
„ Sopran in der ein- und zweigestrichenen Oktave.

Dieser Stimmumfang gilt für die gewöhnliche, am wenigsten anstrengende Art der Stimmerzeugung, die durch die starke Resonanz des Brustkorbes ausgezeichnet ist und Bruststimme heißt. Durch Übergang in die Kopf- oder Falsettstimme kann der Umfang der Stimme nach oben vergrößert werden. Der Kehlkopf wird dabei gehoben und seine Muskeln stark gespannt. Die Stimmritze, die sich bei der Bruststimme abwechselnd schließt und dann wieder zu einem engen Spalt öffnet, bleibt jetzt dauernd offen und die Schwingungen betreffen nur einen schmalen zugeschärften Rand des Bandes; der Luftverbrauch ist vergrößert (man vgl. Nagel, 1908, in dessen Handb. 4, 740). Die Falsettstimme klingt leerer und weicher, d. h. an Obertönen ärmer als die Bruststimme. Die Resonanz findet hauptsächlich in den luftführenden Räumen des Kopfes statt.

Neben der Tonerzeugung im Kehlkopf spielt die Resonanz im Ansatzrohr für den Charakter der menschlichen Stimme eine sehr wichtige Rolle. Infolge der großen Veränderlichkeit des Ansatzrohres verfügt die Stimme über vielerlei Klangfarben, die als Vokale bezeichnet werden. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal dieser Klangfarben von denen der musikalischen Instrumente besteht darin, daß sie durch die Tonhöhe beeinflußt werden. Während also z. B. der Klang der Orgelpfeifen eines Registers, unabhängig von der Höhe ein feststehendes Schwingungsverhältnis zwischen Grundton und Obertönen aufweist, ändert sich dieses Verhältnis für einen in verschiedenen Höhen gesprochenen oder gesungenen Vokal. Die Erscheinung ist in dem Umstand begründet, daß nur der im Kehlkopf erzeugte Grundton des Vokals seine Höhe ändert, die von Hermann als Formanten bezeichneten Eigentöne des Ansatzrohres dagegen nahezu konstant bleiben oder doch nur innerhalb enger „Verstärkungsgebiete" schwanken. (Helmholtz, 1877, Tonempfindungen, 168; Hermann, 1890, A. g. P. 47, 351; 1894, 53, 264; 1895, 61, 169).

Die Lage der Formanten ist nach Hermann (1894, ebenda 58, 270)
für U im ersten Teil der 1. und 2. Oktave
(ein- und zweigestrichene Oktave),
„ O in der 2. Oktave,
„ A in der Mitte der 2. Oktave,
„ E im Anfang der 1. und am Ende der 3. Oktave.
„ I im ersten Teil der 4. Oktave.

Bei den Vokalen mit tiefliegenden Formanten ist derselbe in der Regel unharmonisch zum Stimmton. Daß er trotzdem mitschwingt,

erklärt sieh naeh Hermann wahrseheinlieh in der Weise, daß der Mundraum einen sehr stark gedämpften Resonator darstellt, der in jeder Periode des Stimmtons von neuem angeregt wird. In der Tat lassen gut gesehriebene Vokalkurven sehwebungsartige Oszillationen der Amplitude des Formanten in der Periode des Stimmtons (Hermann, 1890, A. g. P. 47, 374; 1895, 61, 196) erkennen. Liegen die Formanten hoeh, so können sie natürlieh viel leiehter mit einem harmonisehen Oberton des Grundtones zusammenfallen.

Die Umlaute, sowie die den versehiedenen Dialekten und Spraehen eigentümliehen Vokale bilden Übergänge zwisehen den fünf oben angeführten.

Was die übrigen Laute der deutsehen Spraehe betrifft, so lassen sie sieh naeh Hermann (1900, A. g. P. 83, 1) in folgende Gruppen teilen:

1. Glatte Halbvokale L, M und N. Geräusehlose Klänge oder Vokale, die sieh von den eigentlichen Vokalen nur dureh geringere Stärke und Offenheit unterseheiden. Sie besitzen, wie die Vokale, Formanten. Bei M und N entweieht die Luft dureh die Nase, bei L dureh den Mund, zu beiden Seiten der dem Gaumen anliegenden Zungenspitze.

2. Remittierende Halbvokale, R-Laute. Vokale mit selbständigen, denen des M und N naheliegenden Formanten und oszillierender Intensität. Letztere ist bewirkt durch die sehnurrende Bewegung der Zunge bzw. der Uvula. Die Zahl der Oszillationen beträgt 20—40 p. Sek.

Alle übrigen Spraehlaute sind Geräusehlaute und zwar folgender Art:

3. Aphonisehe Explosivlaute P, T, K mit Versehluß des Mundraums dureh die Lippen, die Zungenspitze oder den Zungenrüeken und Durchbreehung des Versehlusses ohne Stimmerregung im Kehlkopf.

4. Phonisehe Explosivlaute B, D, G. Die Explosionsgeräusehe sind sehwaeh und vom Stimmton begleitet.

5. Aphonische Dauergeräusche F, Ss, Seh, Ch. Der Luftstrom entweieht dureh spaltförmige Öffnungen unter blasenden Geräusehen, die je naeh dem Sitze der Verengerung versehiedenen Charakter haben.

6. Phonisehe Dauergeräusehe W, weiches S, weiches Seh und J. Das blasende Geräuseh tritt hier zurück gegen den Stimmton und erseheint dadurch weieher.

Sämtliehe Spraehlaute können übrigens aueh ohne Stimmton, dann aber, mit Ausnahme von 3 und 5, nur leise angegeben werden Es ist dies die sog. Flüsterstimme, bei der der Eigenton des Ansatzrohres dureh den Exspirationsstrom angeblasen wird.

Die Gesichtsempfindungen.

Gesichtsempfindungen nennt man die durch das Auge vermittelten Empfindungen der Helligkeit, der Dunkelheit, der Farbe in ihren zahllosen Abstufungen der Intensität und Qualität, der zeitlichen und räumlichen Verteilung. Die Erregung geschieht durch Licht. Dieses ist der adäquate Reiz, d. h. der Reiz auf den das Auge angepaßt ist und der mit einem Minimum von Arbeit die Erregung hervorrufen kann. Nur Licht bestimmter Wellenlänge ist hierzu befähigt. Gegen nicht adäquate Reizung, besonders auf mechanischem Wege, ist das Auge sehr gut geschützt; häufiger sind Erregungen durch die chemischen Prozesse des Stoffwechsels. Die hierdurch hervorgerufenen Empfindungen sind aber im allgemeinen viel weniger lebhaft als die adäquat entstehenden, so daß in der Wahrnehmung kein grundsätzlicher Unterschied gemacht und beide in gleicher Weise nach außen bezogen werden.

Soll durch Vermittlung der Lichtstrahlen eine Erregung der Sinnesfläche des Auges derart geschehen, daß die räumliche Verteilung der leuchtenden Gegenstände erkannt wird, so muß eine Repräsentation oder Abbildung irgendwelcher Art auf der Sinnesfläche eintreten. Man hat demnach am Auge einen abbildenden oder dioptrischen Teil und einen empfindlichen oder nervösen Teil zu unterscheiden.

Die der Abbildung dienende Einrichtung des Auges erinnert an eine Camera obscura. Wie diese, ist das Auge an der Innenseite mit schwarzem Pigment überzogen, das störende Reflexe abhält; das Licht hat nur durch eine enge Öffnung Zutritt und die einfallenden Lichtstrahlen gehen durch brechende Flächen, die in ihrer Gesamtheit wie eine Sammellinse wirken. Es soll daher vor allem die Lichtbrechung und Abbildung durch solche Linsen untersucht werden.

Die Abbildung durch Linsen.

Von den bikonvexen oder Sammellinsen ist bekannt, daß sie zu beiden Seiten in gleichem und unveränderlichem Abstande einen Brennpunkt haben, der je nach der Seite, von der das Licht einfällt, als vorderer und hinterer unterschieden wird. Strahlen, die nach der Brechung durch die Linse in dem hinteren Brennpunkt vereinigt werden sollen, müssen von so ferner leuchtenden Punkten kommen, daß das die Linse treffende Bündel als parallelstrahlig betrachtet werden darf. Die Strahlen müssen ferner parallel sein zu einer Geraden, welche die beiden Krümmungsmittelpunkte der Linsenflächen verbindet und als optische Achse bezeichnet wird.

Verlaufen die Strahlen zwar parallel unter sich, aber in einem Winkel zur Achse, so liegt auch der Vereinigungspunkt nicht in der

Aehse, sondern seitlich derselben in einer Ebene, die im Brennpunkt auf der Aehse senkreeht steht, der Brennebene. Die Vereinigung paralleler Strahlen in einem Punkte gilt übrigens nur dann, wenn das Bündel paralleler Strahlen einen im Verhältnis zur Linse kleinen Quersehnitt hat, d. h. die von ihm getroffene Linsenfläehe praktiseh als eben gelten kann. Ferner dürfen die Strahlen mit der optisehen Aehse nur kleine Winkel bilden.

Verfolgt man den Gang eines zur Aehse parallelen Liehtstrahles genauer, Fig. 69, so zeigt sieh, daß er zunäehst beim Eintritt in die Linse zum erstenmal, beim Austritt zum zweitenmal gebroehen wird. Er erleidet also zwei Riehtungsänderungen, bevor er gegen den hinteren Brennpunkt zielt. Verlängert man den ausfahrenden Strahl naeh rückwärts, den einfallenden naeh vorwärts, so treffen sie sieh in einem im Innern der Linse liegenden Punkt H, dureh den man sieh eine breehende

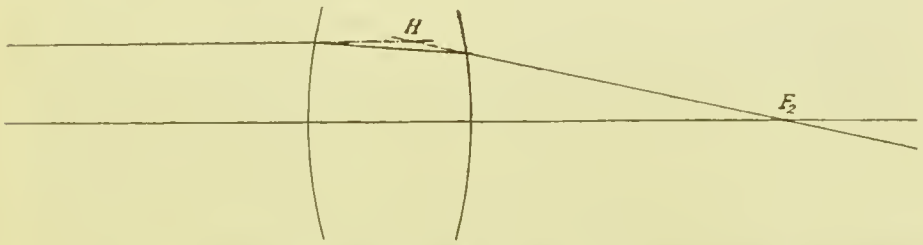


Fig. 69. Breehung eines zur Aehse parallelen Liehtstrahles durch eine Sammellinse.

Fläche gelegt denken kann, die für sich allein wirkend den einfallenden Strahl gegen den hinteren Brennpunkt ablenkt. Führt man die Konstruktion für eine Anzahl parallel zur Aehse einfallender Strahlen durch, so erhält man eine Anzahl von Punkten der gedaehten Fläche Beseh ränkt man sieh, wie oben, auf sehr sehmale Strahlenbündel, so wird die Fläehe zu einer Ebene, der zweiten oder hinteren Hauptebene. Infolge des symmetrisehen Baues der Brillengläser in bezug auf den dureh den Rand der Linse gelegten Sehnitt muß die zum vorderen Brennpunkt gehörige vordere oder erste Hauptebene zur hinteren symmetriseh sein. Die Abstände der Brennpunkte von den zugehörigen Hauptebenen heißen die erste und zweite Brennweite. Sie sind auf Grund der Symmetrie ebenfalls gleieh groß.

Ist die Lage der Hauptebenen und die Brennweite für eine Linse bekannt, so ist die Ablenkung beliebiger Liehtstrahlen dureh die Linse angebbar. Man braueht nur zu einem gegebenen Strahl einen parallelen dureh den ersten Brennpunkt zu ziehen. Dieser Strahl wird naeh der Breehung parallel zur Aehse verlaufen und die hintere Brennebene

in einem Punkte sehneiden, dureh den aueh die gesuehte Fortsetzung des ersten Strahles hindurehgeht.

Ebenso leieht läßt sieh zu einem leuehtenden Punkt A der Bildpunkt a finden. Man begnügt sieh, den Weg zweier Strahlen zu verfolgen, Fig. 70, die von dem leuehtenden Punkte ausgehen und von denen der eine parallel zur Aehse, der andere dureh den vorderen Brennpunkt geht. Ihr Weg geht naeh der Breehung dureh den hinteren Brennpunkt bzw. parallel zur Aehse und ihr Sehnittpunkt a ist der Vereinigungspunkt sämtlicher von dem leuehtenden Punkte ausgehenden Strahlen. Er ist also das Bild des leuehtenden Punktes und umgekehrt A das Bild von a für den Fall, daß Strahlen von a ausgehen. Die beiden Punkte sind zusammengehörige oder konjugierte. Alle Punkte, die in einer zur Aehse senkreehten Ebene liegen, haben ihre konjugierten Punkte ebenfalls in einer zur Aehse senkreehten

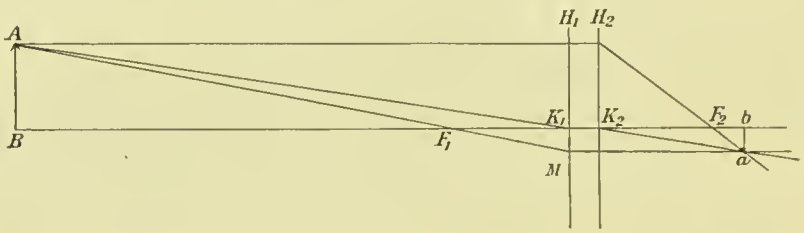


Fig. 70. Konstruktion des zu A gehörigen konjugierten Punktes a mit Hilfe der Hauptebenen H_1 und H_2 und der Brennpunkte F_1 und F_2 einer Sammellinse.

Ebene, welehe die konjugierte Ebene heißt. Die Anordnung der konjugierten Punktpaare in den beiden Ebenen ist derart, daß die naeh oben von der Aehse liegenden Teile des Gegenstandes ihre Abbildung unterhalb, die naeh links liegenden Teile ihre Abbildung reehts haben. Das Bild ist ein umgekehrtes.

Aus der Ähnliehkeit der Dreieeke ABF_1 und MK_1F_1 folgt, daß BF_1 oder e_1 sieh zur Brennweite f verhält wie AB : ab. Aus der Ähnliehkeit der Dreieeke $H_2\,K_2F_2$ und abF_2 folgt ebenso, daß f sieh zu F_2b oder e_2 verhält wie AB : ab. Daraus ist leieht abzuleiten, daß aueh $e_1 + f$ (= BK_1) und $f + e_2$ (= K_2b) sieh wie AB : ab verhalten, daß also die Dreieeke ABK_1 und abK_2 einander ähnlieh und AK_1 parallel zu K_2a ist. Unter den von einem leuehtenden Punkte auf die erste Hauptebene auftreffenden Strahlen gibt es also einen, der aus der zweiten Hauptebene austritt, ohne Änderung der Riehtung, nur parallel zu sieh selbst versehoben. Es ist dies jener Strahl, der auf den Sehnittpunkt der ersten Hauptebene mit der Aehse zielt. Alle vor der Breehung gegen diesen Punkt geriehteten Strahlen haben ausfahrende Strahlen,

die zu ihnen parallel aus dem symmetrisehen Punkt der zweiten Hauptebene austreten. Die beiden Punkte (K_1 und K_2 in Fig. 70) werden als Knotenpunkte bezeiehnet.

Bei Linsen, deren Dieke im Verhältnis zur Brennweite gering ist, kann man den Abstand der beiden Hauptebenen vernaehlässigen und sie in eine Ebene zusammenfallen lassen. Man betraehtet mit anderen Worten die Linse als eine unendlieh dünne und hat dann nur eine einzige breehende Fläehe mit einer Breehkraft gleieh der der Linse. Die beiden Knotenpunkte fallen in den Sehnittpunkt der optisehen Aehse mit der unendlieh dünnen Linse. Ein vor der Breehung gegen diesen Punkt geriehteter Strahl verändert nieht seine Riehtung, erleidet aueh keine Parallelversehiebung; der ausfahrende Strahl ist einfaeh die Fortsetzung des einfallenden. Man nennt den Punkt den optisehen Mittelpunkt der Linse.

Je stärker eine Linse die Strahlen zusammenbrieht, desto größer ist ihre Brechkraft und desto kleiner die Brennweite. Man mißt daher die Breehkraft oder die „Dioptrien" einer Linse dureh den reziproken Wert der Brennweite, wobei der Meter als Längeneinheit gilt. Diese Bestimmungsweise gewährt den Vorteil einer größeren Einfaehheit der Reehenoperationen bei der Auswertung der optisehen Wirkung von Linsenkombinationen und ähnliehen Aufgaben.

Die zusammengehörigen Werte von Brennweite und Brechkraft sind:

Brennweite				Brechkraft in Dioptrien
100	em	= 1,0	m	1
50	,,	= 0,5	,,	2
33,3	,,	= 0,333	,,	3
25	,,	= 0,25	,,	4
20	,,	= 0,20	,,	5
16,7	,,	= 0,167	,,	6
14,3	,,	= 0,143	,,	7
12,5	,,	= 0,125	,,	8
11,1	,,	= 0,111	,,	9
10	,,	= 0,10	,,	10
8,3	,,	= 0,083	,,	12
6,7	,,	= 0,067	,,	15
5	,,	= 0,05	,,	20
4	,,	= 0,04	,,	25
2	,,	= 0,02	,,	50
1	,,	= 0,01	,,	100

Konstruiert man für versehiedene Stellungen des leuehtenden Gegenstandes die zugehörigen Bilder, so findet man: Die Bilder sehr

ferner Gegenstände liegen in der Brennebene. Rückt der Gegenstand bis zur doppelten Brennweite an die Linse heran, so geht das Bild aus der Brennebene heraus bis in eine Entfernung gleich der doppelten Brennweite. Im letzteren Falle sind also Gegenstand und Bild gleichweit von der Linse entfernt und, wie leicht ersichtlich, auch gleich groß. Alle zwischen der einfachen und doppelten Brennweite liegenden Bilder sind kleiner als der Gegenstand. Gelangt letzterer in den Raum zwischen der doppelten und einfachen Brennweite, so rückt das Bild unter zunehmender Vergrößerung aus der doppelten Brennweite hinaus und schließlich ins Unendliche, sobald der Gegenstand in die vordere Brennebene tritt.

Kommt der Gegenstand in den Raum zwischen Brennpunkt und Linse, so kann letztere die von ihm ausgehenden Strahlen nicht mehr konvergent, nur weniger divergent machen. Durch rückwärtige Verlängerung der ausfahrenden Strahlen entsteht ein scheinbares oder virtuelles Bild, das aufrecht und vergrößert ist. Dieser Fall der Abbildung kommt bei dem Gebrauch der Linsen als Lupen in Anwendung.

Will man die Lage der Bilder bei gegebenem Abstand des Gegenstandes durch Rechnung bestimmen, so bedient man sich der Gleichungen:

$$\text{I.} \quad \frac{1}{a_1} + \frac{1}{a_2} = \frac{1}{f},$$

$$\text{II.} \quad e_1 e_2 = f^2,$$

$$\text{III.} \quad h_1 : h_2 = a_1 : a_2,$$

welche sämtlich aus der Fig. 70 leicht abzuleiten sind. In denselben bedeuten a_1 und a_2 die Abstände vom Gegenstand bzw. Bild von den zugehörigen Hauptebenen oder von der unendlich dünnen Linse, e_1 und e_2 wie oben die Abstände des Gegenstandes von dem ersten, des Bildes von dem zweiten Brennpunkt, f die Brennweite, h_1 die Größe des Gegenstandes und h_2 die des Bildes. Man nennt $\frac{1}{a_1}$ die Konvergenz der auf die Linse fallenden Strahlen oder auch das Krümmungsmaß für die Wellenfläche, welche die Linse tangiert und auf sämtlichen Strahlen senkrecht steht. Als reziproker Wert einer Länge kann sie ebenso wie die Brechkraft in Dioptrien gemessen werden. Die Gleichung I läßt sich dann wie folgt aussprechen: Die Summe der Konvergenzen der einfallenden und der gebrochenen Strahlen ist gleich der Brechkraft der Linse.

Wird die Linse auf der einen Seite nicht von Luft, sondern von einem anderen durchsichtigen Medium begrenzt, so sind die beiden Brennweiten nicht mehr gleich groß. Sei f_1 die vordere und f_2 die hintere Brennweite, p der Brechungsindex des ersten, q der des letzten Mediums, so verhält sich

$$f_1 : f_2 = p : q.$$

Das System mit ungleichen Brennweiten ist ferner von dem bisher betrachteten dadurch verschieden, daß die Knotenpunkte nicht mehr in die Hauptebenen fallen, sondern in der Richtung gegen die größere Brennweite verschoben sind. Man hat demnach auf der optischen Achse außer den beiden Brennpunkten und den beiden Knotenpunkten auch noch die Schnittpunkte der Hauptebenen mit der Achse oder die Hauptpunkte zu unterscheiden. Die 6 Punkte werden als die Kardinalpunkte des Systems bezeichnet, vgl. Fig. 71. Der Abstand K_1K_2 ist gleich H_1H_2 und $H_1K_1 = H_2K_2 = f_2 - f_1$; K_2F_2 also

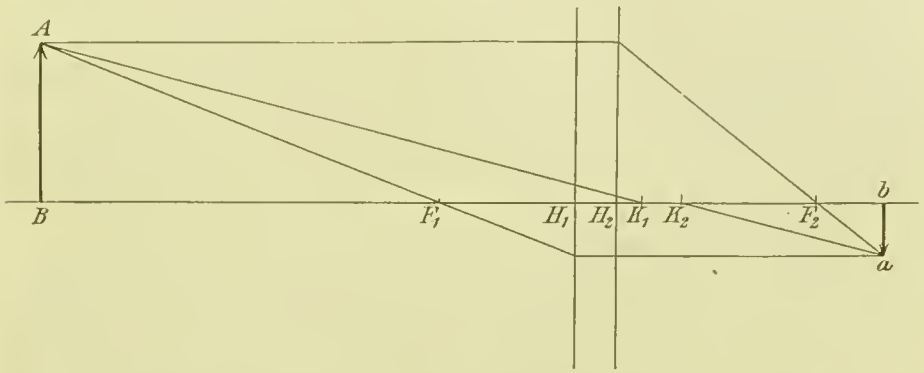


Fig. 71. Konstruktion des zu A gehörigen konjugierten Punktes a mit Hilfe der Hauptebenen H_1 u. H_2, der Knotenpunpte K_1 u. K_2 und der Brennpunkte F_1 und F_2 eines Systems mit ungleichen Brennweiten.

$= F_1H_1$. Die drei oben angegebenen Gleichungen gewinnen nunmehr die folgende Form:

$$\text{I.} \quad \frac{f_1}{a_1} + \frac{f_2}{a_2} = 1$$

$$\text{II.} \quad e_1e_2 = f_1f_2$$

$$\text{III.} \quad h_1 : h_2 = (a_1 + r) : (a_2 - r).$$

e_1, e_2, a_1 und a_2 haben hier die frühere Bedeutung, $r = f_2 - f_1$.

Die hier angedeuteten Beziehungen gelten für beliebige Zusammenstellungen brechender Flächen vorausgesetzt, daß es sich um ein zentriertes System handelt, d. h. daß sämtliche Krümmungsmittelpunkte in einer Geraden (der Achse) liegen, sowie daß die Durchmesser der bilderzeugenden Strahlenbündel sehr klein sind im Verhältnis zu den sonstigen Dimensionen des Systems. Sind diese Bedingungen erfüllt, so kann für jedes System brechender Flächen eine bestimmte, für dasselbe charakteristische Lage der Kardinalpunkte auf der Achse angegeben werden. Man findet diese Orte, aus den zuerst von Gauß

aufgestellten, in den Handbüchern der Optik entwickelten Formeln, wenn man in dieselben gewisse Konstanten des untersuchten Systems einführt. Diese Konstanten sind

die Brechungsindizes der durchsichtigen Medien,
die Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen und
die Abstände ihrer Scheitelpunkte voneinander.

Können diese Konstanten für das menschliche Auge ermittelt werden, so läßt sich auch für dieses die Lage der Kardinalpunkte angeben.

Der dioptrische Apparat des Auges.

Untersucht man das menschliche Auge in bezug auf seinen optischen Bau, so findet man die Zahl der durchsichtigen Medien und der brechenden Flächen so groß, daß die geforderten Messungen kaum durchführbar erscheinen. Durch Einführung gewisser Vereinfachungen läßt sich aber die Aufgabe lösen.

In dieser Richtung ist vor allem zu beachten, daß die Hornhaut stets von einer dünnen Schicht der Tränenflüssigkeit bedeckt ist, deren Brechungsindex dem des Kammerwassers gleich ist. Die Hornhaut kann daher als eine in diese Flüssigkeit eingetauchte, von konzentrischen Kugelflächen begrenzte dünne und durchsichtige Membran betrachtet werden, die den Strahlengang nicht merklich zu ändern vermag. Sie darf somit unberücksichtigt bleiben, indem man annimmt, daß das Kammerwasser bis an die vordere Hornhautfläche heranreicht und sich dort mit der Krümmung der Hornhaut gegen Luft abgrenzt.

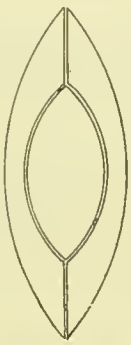


Fig. 72. Meridionalschnitt durch die geschichtete Linse des Auges, schematisch $\frac{1}{5}$ vereinfacht.

Die Bestimmung der Brechungsindizes der Tränen, des Kammerwassers und der Glasfeuchtigkeit geschieht mit dem Refraktometer von Abbe. Zur Bestimmung des Brechungsindex der Linse entnahm Helmholtz sie der Leiche und maß die von ihr erzeugten Bilder bekannter Objekte, die Krümmung und Dicke der Linse, Physiol. Optik. 2. Aufl. S. 88. Die Bestimmung ergibt den sog. Totalindex der Linse, den sie haben müßte, wenn sie optisch homogen wäre. In Wirklichkeit ist die Linse zwiebelartig geschichtet, die Schichten haben je näher dem Kern desto höheren Brechungsindex und stärkere Krümmung. Faßt man die menschliche Linse auf als eine Kombination einer fast kugligen Sammellinse als Kern und zweier konvex-konkaver Deckstücke (Fig. 72), so muß die optische Wirkung des Kerns durch die Deckstücke ver-

mindert werden, in um so höherem Grade, je näher ihr Brechungsindex dem des Kerns ist. Die Abnahme des Brechungsindex von dem Kern gegen die Oberfläche hat demnach zur Folge, daß die brechende Kraft der ganzen Linse größer ist, als wenn sie ohne Schichtung durch und durch aus Kernsubstanz bestände.

Infolge der ungleichen Dichte der Linsensubstanz ist der Gang der Lichtstrahlen in ihr im allgemeinen nicht geradlinig (Exner, 1886, A. g. P. 38, 274 u. 39, 244; und Physiologie der fazettierten Augen, Leipzig u. Wien 1891). Für die vorliegende Betrachtung wird, wie gesagt, auf diese Eigentümlichkeit nicht Rücksicht genommen, sondern auf die angegebene Weise der Gesamtindex zu 1,45 oder 16/11 festgesetzt, während in Wirklichkeit die Brechungsindizes von der Oberfläche gegen den Kern von 1,396 bis 1,410 ansteigen. Die Brechungsindizes von Tränen, Kammerwasser und Glasfeuchtigkeit haben sich nahezu übereinstimmend zu 1,3365 oder 103/77 ergeben.

Zur Bestimmung der Krümmungsradien dienen die von den brechenden Flächen erzeugten Spiegelbildchen. Sie sind von der Hornhaut und der vorderen Linsenfläche, als Konvexspiegeln, aufrecht, von der hinteren Linsenfläche verkehrt. Das Reflexbild der Hornhaut ist durch seine Lichtstärke auffallend, die beiden anderen, besonders das große von der vorderen Linsenfläche viel lichtschwächer. Sie sind am leichtesten zu beobachten, wenn man bei ruhig stehendem Auge die Lichtquelle bewegt, wobei die beiden aufrechten gleichsinnige, das verkehrte gegensinnige Bewegungen ausführen.

Die Messung der Spiegelbilder des Auges kann bei der beständigen Unruhe des Auges nicht durch Anlegen eines Maßstabes geschehen. Helmholtz beobachtete daher das zu messende Reflexbildchen durch das Ophthalmometer, ein Fernrohr, vor dessen Objektivlinse sich zwei planparallele Glasplatten befinden, die um eine gemeinschaftliche vertikale Achse in entgegengesetzter Richtung aber stets um gleichgroße Winkel gedreht werden können. Die eine Platte deckt die obere Hälfte der Objektivlinse, die andere die untere. Die von einem leuchtenden Punkte kommenden, durch die beiden Platten in das Fernrohr eindringenden Lichtstrahlen werden nur solange in einen Bildpunkt zusammengebrochen, als die beiden Platten parallel stehen. Werden die Platten gedreht, so entstehen Doppelbilder, die mit zunehmender Drehung immer weiter auseinanderrücken. Man dreht solange, bis die Doppelbilder des zu messenden Reflexbildchens sich mit den inneren Rändern berühren, d. h. um ihre eigene Breite gegeneinander verschoben sind. Die Größe dieser Verschiebung kann aus den Konstanten des Ophthalmometers berechnet oder empirisch bestimmt werden. Ist die Breite des Bildchens bekannt und außerdem die Breite des gespiegelten Gegen-

standes sowie sein Abstand von dem Auge, so läßt sich der Krümmungshalbmesser des Spiegels berechnen.

Nach demselben Verfahren nur entsprechend der viel geringeren Lichtstärke der Bildchen mit besonderen Vorsichtsmaßregeln und unter Korrektur der durch die vorliegenden Schichten bewirkten Ablenkung der Strahlen wurden von Helmholtz auch die Krümmungshalbmesser der vorderen und hinteren Linsenfläche gemessen (a. a. O. 142 ff.).

Die Abstände des vorderen und hinteren Linsenpols vom Hornhautscheitel werden aus der scheinbaren Lage der Spiegelbilder zu gewissen natürlich gegebenen oder willkürlich gewählten Fixpunkten des Auges durch Anvisieren gewonnen (Helmholtz, a. a. O. 27 und 102).

Aus solchen Messungen an mehreren normalen Augen erhielt Helmholtz folgende Mittel-Werte für die Konstanten (a. a. O. 140):

Brechungsindex von Kammerwasser und Glaskörper	1,3365	
„ totaler der Linse	1,4371	
Krümmungsradius der Hornhaut	7,829	mm
„ der vorderen Linsenfläche . .	10,0	„
„ der hinteren „ . .	6,0	„
Ort des vorderen Linsenpols	3,6	„
„ „ hinteren „	7,2	„

Hieraus berechnen sich für die auf der Augenachse liegenden Kardinalpunkte folgende Abstände von dem Scheitel der Hornhaut:

Vorderer Brennpunkt	— 13,745
1. Hauptpunkt	+ 1,753
2. Hauptpunkt	2,106
1. Knotenpunkt	6,968
2. Knotenpunkt	7,321
Hinterer Brennpunkt	22,819

In vorstehender Tabelle sind die vom Hornhautscheitel nach dem Innern des Auges gelegenen Strecken mit positiven, die nach außen gelegene mit negativem Vorzeichen versehen. Es liegt, wie zu erwarten war, ein System mit ungleichen Brennweiten vor. Letztere verhalten sich zueinander wie die Brechungsindizes von Luft und Glaskörper. Zugleich ergibt sich, daß die beiden Hauptpunkte und ebenso die Knotenpunkte so nahe aneinander liegen, daß man sie für die meisten Betrachtungen ohne störenden Fehler zusammenfallen lassen kann. Rundet man dann die übrigen Zahlen noch etwas ab, so erhält man für das sog. reduzierte Auge folgende Werte:

Vordere Brennweite	15	mm
Ort des Hauptpunktes hinter der Hornhaut . .	2	„
Abstand zwischen Hauptpunkt und Knotenpunkt	5	„
Hintere Brennweite	20	„

(Donders, Anomalien der Refraktion und Akkomodation. Wien 1866).

In dem reduzierten Auge sind demnach alle brechenden Flächen ersetzt durch eine einzige mit einem Krümmungshalbmesser von 5 mm (gleich dem Abstande Hauptpunkt—Knotenpunkt). Dieselbe trennt zwei brechende Medien, deren Brechungsindizes sich wie 15 zu 20 verhalten. Da das erste Medium Luft ist mit dem Brechungsindex 1, so ist der Index des anderen 1,333 oder ungefähr der des Wassers. Für Strahlen, die aus dem Auge kommen, ist die Brechkraft 66,7 D, für eintretende Strahlen 50 D. Da indessen die Messung der Brechkraft in Dioptrien nur für in Luft befindliche Linsen gemeint ist, so muß der letztere Wert durch Multiplikation mit 1,333 auf den entsprechenden Wert für Luft korrigiert werden, was wieder 66,7 D gibt. Nach dem Helmholtzschen Werte für die vordere Brennweite des Auges stellt sich die Brechkraft zu 64,5 D.

Die Akkommodation.

Das Produkt der beiden Brennweiten des reduzierten Auges ist 15 mm × 20 mm = 300 mm². Ist e_1, der Abstand des leuchtenden Gegenstandes vom Auge (genauer vom vorderen Brennpunkt) gegeben, so findet man nach Formel II auf S. 349 für e_2 (Entfernung des Bildes vom hinteren Brennpunkt) folgende Werte:

Für	e_1	=	30	m	oder	30 000	mm	ist	e_2	= 0,01 mm
„	„	=	3	„	„	3 000	„	„	„	= 0,1 „
„	„	=	0,3	„	„	300	„	„	„	= 1,0 „
„	„	=	0,15	„	„	150	„	„	„	= 2,0 „

Es liegen demnach die Bilder aller zwischen äußerster Ferne und kleinster Arbeitsnähe befindlichen Gegenstände in einem Raum von nur 2 mm Tiefe. Die Dicke der Netzhaut beträgt im Gebiete des gelben Fleckes im Maximum 0,5 mm, im Grunde der Netzhautgrube d. h. am Orte des schärfsten Sehens nur 0,08 mm. Gegenstände, deren Bilder nicht in die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut fallen, können nicht scharf gesehen werden, weil die einzelnen leuchtenden Punkte des Gegenstandes auf der empfindlichen Schicht nicht durch Bildpunkte, sondern durch Zerstreuungskreise repräsentiert sind.

Im Zustande der Ruhe ist das Auge auf seinen „Fernpunkt“ eingestellt, der für normalsichtige Augen im Unendlichen liegt. Die Konvergenz der von dort kommenden Strahlen ist $\frac{1}{F} = \frac{1}{\infty} = 0$. Wird der Blick auf nähere Gegenstände gerichtet, so erhöht das Auge gleichzeitig seine Brechkraft durch einen Vorgang, der als Akkommodation bezeichnet wird. Die Einstellungsfähigkeit erreicht ihre Grenze in dem „Nahepunkt“. Die Konvergenz der von ihm ausgehenden

Strahlen ist $\frac{1}{N}$ und die akkommodative Leistung des Auges oder die Akkommodationskraft (Akkommodationsbreite) ist gleich der Differenz der beiden Konvergenzen $\frac{1}{N} - \frac{1}{F} = \frac{1}{A}$.

Dieselbe Konvergenzzunahme kann auch durch eine Linse von der Brechkraft $\frac{1}{A}$ bewirkt werden; diese Linse heißt die Akkommodationslinse. Ein normalsichtiges Auge, das seinen Nahepunkt auf 10 cm heranrücken kann, besitzt eine Akkommodationskraft von $\frac{1}{0{,}1} - 0 = 10$ D.

Die Akkommodationskraft ist in hohem Maße von dem Alter des Individuums abhängig. Nach Donders a. a. O. beträgt dieselbe

Im Alter	von	10	Jahren	14,0	Dioptrien
,, ,,	,,	20	,,	10,0	,,
,, ,,	,,	30	,,	7,0	,,
,, ,,	,,	40	,,	4,5	,,
,, ,,	,,	50	,,	2,5	,,
,, ,,	,,	60	,,	1,0	,,
,, ,,	,,	70	,,	0,3	,,
,, ,,	,,	80	,,	0,0	,,

Die Akkommodation besteht in einer Veränderung der Linsenform. Ihre beiden Flächen, besonders die vordere wird stärker gewölbt, die frontalen Durchmesser nehmen ab, die Dicke der Linse zu. Letztere Veränderung bedingt ein Vorrücken des vorderen Linsenscheitels gegen die Hornhaut, während der hintere Linsenscheitel seinen Ort nicht verändert.

Die Veränderung der Linsenform und die Lage ihrer Scheitelpunkte können am akkommodierten Auge mit denselben Verfahrungsarten wie am ruhenden gemessen werden.

Nach Helmholtz (Phys. Opt. 2. Aufl. 1896 S. 128) beträgt

	Einstellung für die Ferne		für die Nähe	
der Krümmungshalbmesser				
der vorderen Linsenfläche	10	mm	6	mm
,, hinteren ,,	6	,,	5,5	,,
Ort des vorderen Linsenpols	3,6	,,	3,2	,,
,, ,, hinteren ,,	7,2	,,	7.2	,,

Der hintere Linsenpol verändert somit nicht seinen Ort. Die brechende Kraft des Systems nimmt um etwa $6\frac{1}{2}$ D zu.

Die stärkere Wölbung der Linse bei der Akkommodation entsteht durch Erschlaffung ihres Aufhängeapparates, der Zonula. Die Linse

des ruhenden Auges ist infolge der Spannung der Zonula abgeflacht; beim Nachlassen der Spannung stellt sie sich in ihre Gleichgewichtslage ein, die einer stärkeren Krümmung entspricht. Da die Linse mit zunehmendem Alter starrer wird, nimmt auch die Formänderung und damit die Akkommodation beständig ab. Die Entspannung der Zonula wird durch den (glatten) Ziliarmuskel bewirkt. Die glatten Muskelzellen, aus denen er besteht, entspringen zum größten Teil an der Korneoskleralgrenze von dem Balkengewebe an der Innenseite des Schlemmschen Kanals und ziehen innerhalb des Ziliarkörpers teils in meridionaler Richtung gegen die Chorioidea, teils in radiärer Richtung gegen die Ziliarfortsätze; eine dritte Abteilung verläuft als Ringmuskel an der Basis der Regenbogenhaut. Alle diese Muskelzüge ziehen den Ziliarkörper nach vorne und innen (gegen die Augenachse), wobei die mit dem Ziliarkörper verwachsenen Stränge der Zonula erschlaffen müssen. Die Entspannung kann soweit gehen, daß die Linse im Auge schlottert (Heß, 1898, Arch. f. Ophth. 42, 288). Der Akkommodationsmuskel wird von N. oculomotorius erregt. Die Innervation ist für beide Augen stets eine symmetrische (Heß, 1892, ebenda 38, 169). Mit der Akkommodation sind Konvergenzbewegungen der beiden Augen und Pupillenverengerung verbunden. Diese Koordinationen können aber willkürlich unterdrückt werden. Atropin lähmt die Akkommodation, Eserin bewirkt einen Akkommodationskrampf.

Die Refraktionsanomalien.

Augen, die ihren Fernpunkt nicht im Unendlichen haben, heißen ametropische. Entweder liegt er jenseits unendlich, d. h. die Augen vereinigen ohne Akkommodation nur solche Strahlen auf ihrer Retina, die konvergent ins Auge fallen; ihr (virtueller) Fernpunkt liegt hinter dem Auge (in negativer Entfernung von demselben). Dieser Zustand heißt Hypermetropie, Weitsichtigkeit. Oder der Fernpunkt liegt in endlicher Entfernung vor dem Auge, dann ist Kurzsichtigkeit oder Myopie vorhanden. Die meisten Fälle von Ametropie sind Achsenametropien, d. h. durch anomale Achsenlänge des Auges bedingt. Hypermetrope haben eine zu kurze, Myope eine zu lange Augenachse.

Die Ametropie wird gemessen durch jenes Brillenglas, welches das Auge in den Stand setzt, ferne Gegenstände ohne Akkommodation scharf zu sehen. Hat z. B. ein Myop den Fernpunkt in 33 cm, so wird eine dicht vor das Auge gesetzte Konkavlinse von — 3 D die von fernen Gegenständen kommenden (parallelen) Strahlen so divergent machen, daß sie von einem 33 cm vor dem Auge liegenden Punkt zu kommen scheinen. Mit Hilfe dieser Linse sieht also das Auge die Ferne scharf, seine Myopie ist korrigiert. Es ist üblich, die Ametropie durch

das korrigierende Brillenglas zu bezeichnen; man spricht demnach in dem angenommenen Falle von einer Myopie von 3 D.

Der Augenspiegel.

Von dem in das Auge dringenden Licht wird der größte Teil durch das Pigment absorbiert. Ein Bruchteil gelangt aber bis an die Sklera, wird hier zurückgeworfen, durchdringt von neuem die Aderhaut und Netzhaut und gelangt schließlich nach außen. Mit Hilfe dieses Reflexlichtes ist es möglich, den Hintergrund des Auges zu betrachten, wobei der dioptrische Apparat das Bild vergrößert.

Gesetzt das untersuchte Auge, in Fig. 73 als U bezeichnet, sei emmetrop, so werden die von seiner Netzhaut ausgehenden Strahlen nach der Brechung als parallele Strahlenbündel austreten. Ist das

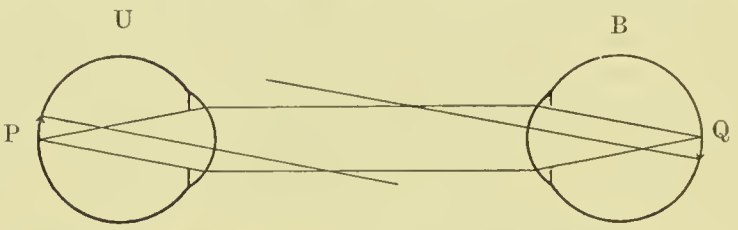


Fig. 73. Beobachtung des Augenhintergrundes im aufrechten Bilde. Der Beleuchtungsspiegel ist nicht gezeichnet. Das untersuchte Auge U und das beobachtende B sind als emmetropisch angenommen.

beobachtende Auge B ebenfalls emmetrop, so kann es diese Strahlen ohne weiteres auf seiner Netzhaut vereinigen, also den Hintergrund von U sehen. Es ist demnach der Punkt Q das Bild von P und umgekehrt: alle von P durch die Pupille von U austretenden Strahlen werden von B in Q vereinigt. Das Bild ist aber äußerst lichtschwach, da P nur von solchem Licht beleuchtet wird, das neben der Pupille durch die Iris und Sklera in das Auge dringt.

Zur Erhöhung der Lichtstärke brachte Helmholtz (Wissensch. Abh. II, 229 und 261) einen Satz schräg gestellter Glasplatten zwischen U und B, welche das Licht einer seitlich aufgestellten Lampe ins Auge U werfen und die aus ihm zurückkommenden Strahlen nach B gelangen lassen. Für die ärztliche Untersuchung des Auges werden gewöhnlich in der Mitte durchbohrte Hohlspiegel verwendet.

Sind U oder B oder beide nicht emmetrop, so muß deren Ametropie korrigiert werden. Hat z. B. U eine Myopie von 3 D, B eine solche von 2 D, so wird ein Glas von —3 D die aus U kommenden Strahlen parallel machen und ein weiteres Glas von —2 D wird die für B nötige Divergenz

herbeiführen. Ein Glas von —5 D wird demnaeh B gestatten, den Hintergrund von U deutlieh zu sehen. Wird von dieser Linse die zur Korrektur von B nötige abgezogen, so erhält man die zur Korrektur von U erforderliehe Linse. Die Untersuehung gibt demnaeh Aufsehluß über den Refraktionszustand von U.

Wie aus Fig. 73 ersiehtlieh, finden die oberhalb P liegenden Netzhautbezirke von U ihre Abbildung unterhalb Q im Auge B. Für B erseheint daher die Netzhaut von U geradeso orientiert, wie sie bei direkter Betraehtung erseheinen würde, nur dureh den dioptrisehen Apparat von U vergrößert. Man nennt daher die beschriebene Methode die Untersuehung im aufreehten Bilde.

Ein anderes Verfahren, Fig. 74, besteht darin, daß vor das Auge U eine Sammellinse gebraeht wird, die das aus dem Auge kommende Licht zu einem in M liegenden reellen Bilde vereinigt, das von dem Auge B betraehtet wird. Dem Auge erseheint die Netzhaut von U verkehrt

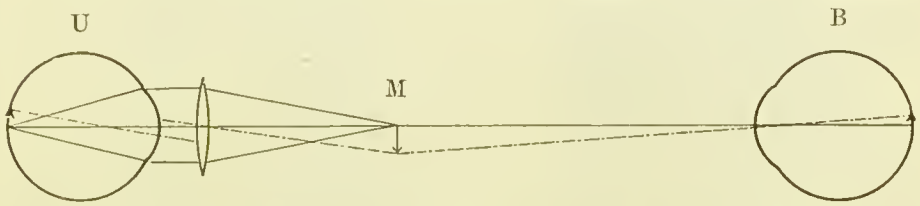


Fig. 74. Beobaehtung des Augenhintergrundes im umgekehrten Bilde.

(Untersuehung im umgekehrten Bilde), weniger stark vergrößert, dafür aber in größerer Fläehe siehtbar als bei dem erst beschriebenen Verfahren.

Das aus dem Auge dringende Lieht ist rot gefärbt, um so dunkler je stärker pigmentiert das Auge ist. Die rote Farbe rührt her von dem Blute der Gefäßhaut, die von dem Liehte zweimal durehsetzt wird. Dort wo die Gefäßhaut fehlt wie an der Eintrittstelle des Sehnerven, tritt die Farbe des Gewebes zutage. Der Sehnerv erseheint als eine helle Scheibe, in deren Mitte die Retinalgefäße auftauehen. Die letzteren verteilen sieh im allgemeinen ziemlieh gleiehmäßig über die Fläche der Netzhaut. Eine Ausnahme maeht die zentrale Netzhautgrube, die gefäßlos ist. Sie wird von den Gefäßen in großen Bogen umzogen, von welehen kurze Zweige in radiärer Riehtung gegen sie abgehen.

Die Erregungsvorgänge.

Die Umwandlung der Energie des Liehtes in Nervenerregung findet in der Netzhaut statt und wird durch photochemische Prozesse

vermittelt. Der Angriffspunkt des Lichtreizes ist die äußerste, dem Pigmentepithel anliegende Schicht der Zapfen und Stäbchen. Hierfür spricht die optische Unerregbarkeit der Netzhaut an der Eintrittstelle des Sehnerven, der eigentümliche Bau der Netzhaut in der Gegend des sehärfsten Sehens und die entoptische Erscheinung des Schattens der Netzhautgefäße.

Das Vorhandensein eines blinden Fleckes oder Skotoms im Gesichtsfeld jeder Netzhaut wird bei zweiäugigem Sehen nicht bemerklich, weil die beiden Gesichtsfelder sich gegenseitig ergänzen. Bei einäugiger Beobachtung beginnt der Defekt in einem Abstand von etwa 12 ° temporal vom Fixationspunkt und erstreckt sich bis etwa 18 °. Der horizontale Durchmesser beträgt demnach 6 °. Er ist übrigens ebenso wie Lage und Gestalt des blinden Flecks individuell ziemlich wechselnd. Für den in 1 m Entfernung stehenden Beobachter verschwindet eine Kreisfläche von 10 cm Durchmesser, wenn der Mittelpunkt derselben schläfenwärts 25 cm vom Fixationspunkt entfernt ist. Aus der Tatsache des blinden Flecks folgt, daß die Fasern des N. opticus für Licht nicht empfindlich sind.

Die Stelle des deutlichsten Sehens, die Netzhautgrube, ist durch das Fehlen der vorderen dem Glaskörper zugewendeten Schichten der Netzhaut ausgezeichnet, sowie durch eine besonders dichte Anordnung langgestreckter Zapfen (über 13 000 pro mm², Salzer, 1880, Wiener Ber. 81, III). Die als Stäbchen bezeichneten Elemente fehlen hier fast oder ganz, treten dagegen in den peripheren Teilen der Netzhaut in größerer Zahl auf.

Die auf der Glaskörperseite der Netzhaut verlaufenden Netzhautgefäße werfen auf die empfindliche Schicht Schatten, die man am leichtesten wahrnimmt, wenn man Licht von ungewöhnlicher Richtung her ins Auge fallen läßt. Man entwirft hierzu mittelst einer Sammellinse das Bild einer starken Lichtquelle auf der Sklera, die genug von dem Lichte durchläßt, um die Gefäßschatten auf dem sonst verdunkelten Gesichtsfelde sichtbar zu machen. Aus der bei Bewegung der Lichtquelle erfolgenden scheinbaren Verschiebung der Gefäßfigur hat M. Müller den Wert von 0,2—0,3 mm für die Entfernung zwischen Gefäßen und empfindlicher Schicht abgeleitet (1855, Würzb. Verh. 4, 100 u. 5, 411), was mit dem anatomisch gemessenen Abstand zwischen den Gefäßen und der Schicht der Zapfen in genügender Übereinstimmung steht.

Objektiv nachweisbare Erregungserscheinungen.

Die Annahme, daß die Nervenerregung durch das Licht in der am weitesten skleral gelegenen Schicht der Netzhaut entsteht, wird gestützt

durch die chemischen und morphologischen Änderungen, die dort unter dem Einfluß des Lichtes stattfinden. Die Zapfen und Stäbchen stehen in inniger Berührung mit dem Pigmentepithel; ihre der Aderhaut zugewendeten Außenglieder sind geradezu in das Protoplasma des Epithels eingebettet. In der Pigmentschicht wird der größte Teil des Lichtes absorbiert, zum Teil in Wärme verwandelt, zu einem anderen Teil aber zu chemischen Umsetzungen verbraucht. Präpariert man bei rotem oder gelbem Lichte die Augen eines Tieres, das längere Zeit im Dunkeln

Fig. 75. Hellnetzhaut vom Weißfisch. Nach Garten.

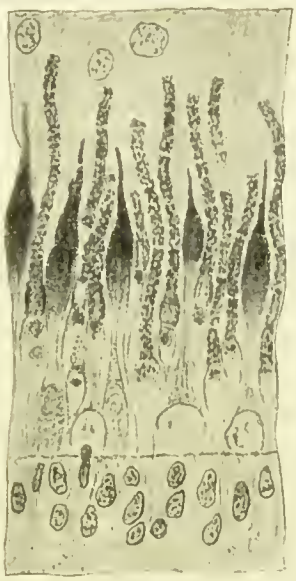


Fig. 76. Dunkelnetzhaut vom Weißfisch. Nach Garten.

gehalten worden ist, so findet man die Netzhaut rosenrot gefärbt. Die Farbe bleicht am Lichte rasch zu Gelb, bei starker Belichtung zu weiß aus. Der als Sehrot oder Sehpurpur bekannte Farbstoff läßt sich durch Lösungen von gallensauren Alkalien extrahieren. Er besitzt ein charakteristisches Absorptionsspektrum mit starker Auslöschung im grüngelb und grün einer schwächeren im Blau, während rotes und violettes Licht fast ungeschwächt hindurchgeht. Durch weißes oder grünes Licht werden die Lösungen wie die Netzhäute rasch ausgebleicht. In Berührung mit der Pigmentschicht kann die Netzhaut den Sehpurpur wieder regenerieren; hierzu ist beim Warmblüter die Erhaltung des Kreislaufs nötig. Durch gewisse Härtungsmittel, namentlich durch Alaunlösungen läßt sich der Sehpurpur innerhalb der Netzhaut fixieren,

so daß er im Lichte nicht oder nur wenig verändert wird. Diesem Umstande verdankt man die Möglichkeit Optogramme herzustellen, d. h. die von dem dioptrischen Apparate des Auges entworfenen Bilder der leuchtenden Gegenstände auf der Netzhaut wie auf einer photographischen Platte festzuhalten (Kühne, 1879, Handb. d. P. 3, I, 235; Garten, 1908, Handb. d. ges. Augenheilk. I, 3, 130).

Von den durch das Licht hervorgerufenen morphologischen Veränderungen sind am genauesten bekannt die Wanderungen des Pigments in den Pigmentzellen und die abwechselnde Zusammenziehung und Streckung der Innenglieder der Stäbchen und Zapfen. Die Veränderungen sind bei niederen Wirbeltieren viel deutlicher als bei den höheren, zum Teil wohl deshalb, weil sie bei letzteren schwerer festzuhalten sind, vielleicht auch durch die notwendige Präparation rückgängig gemacht werden. Stäbchen und Zapfen verhalten sich dem Lichte gegenüber im allgemeinen entgegengesetzt, indem erstere bei Belichtung des Auges mit geringen Intensitäten, letztere bei heller Beleuchtung der Membrana limitans externa genähert werden, vgl. Fig. 75 u. 76. Die Einstellung auf diese Ebene hat offenbar den Sinn die betreffenden Gebilde dorthin zu bringen, wo die schärfste Abbildung liegt. Stäbchen und Zapfen sind demnach zwei Apparate, die im allgemeinen, namentlich bei den niederen Wirbeltieren, nicht gleichzeitig, sondern abwechselnd in Tätigkeit treten. Die in dem betrachteten Zeitmoment glaskörperwärts vorgeschobenen Sehelemente werden das einfallende Licht in erster Linie auffangen und dessen Energie ausnutzen, während die skleralwärts liegenden Elemente relativ geschützt sind. Dieser Schutz ist noch dadurch erhöht, daß sie größtenteils vom Pigment umhüllt sind. Namentlich zeigt sich im hellbelichteten Auge das Pigment so weit nach vorne gehoben, daß die ausgestreckten Stäbchen ganz in dasselbe eingebettet sind (Garten, 1907, in Handb. der ges. Augenheilk. I. Teil, 3. Band).

Nicht mit Sicherheit auf bestimmte Teile der Netzhaut beziehbar, aber als objektive Zeichen der Lichtwirkung nicht weniger wichtig sind die photoelektrischen Ströme und die Pupillenbewegungen.

Der unverletzte Augapfel des lebenden Tieres ist dauernd der Sitz einer elektromotorischen Kraft, die von dem hinteren Augenpol nach der Hornhaut gerichtet ist und daher, bei Ableitung von den beiden Orten, einen im gleichen Sinn gerichteten Strom im Innern des Auges, einen entgegengerichteten im äußeren Leiterkreis hervorruft. In gleicher Weise wirkt die hintere Bulbushälfte, sowie die isolierte Netzhaut. Die Spannung dieses „Bestandstromes“ ist von gleicher Größenordnung wie die des Demarkationsstroms von Muskel oder Nerv. Wird ein im Dunkeln gehaltenes Auge belichtet, so erfährt der Bestandstrom sowohl im Moment des Lichteinfalls wie im Moment der Wiederverdunklung

eine positive Schwankung, d. h. eine Verstärkung. Bei ganz frischen Präparaten geht der Belichtungsschwankung eine kurze negative Phase voraus. Auch der Bestandstrom zeigt im allgemeinen während der Belichtung eine Zunahme, die namentlich an vorher verdunkelten Augen sehr deutlich ist und sich lange über die Belichtungszeit hinaus erstrecken kann. Übrigens zeigen die photoelektrischen Ströme in bezug auf ihren zeitlichen Ablauf und die quantitativen Verhältnisse eine große Mannigfaltigkeit, wodurch ihre Deutung sehr erschwert wird. Sicher ist aber, daß die Ströme ein außerordentlich empfindliches Reagens für die Wirkung des Lichtes auf die Netzhaut darstellen (Garten, 1908, Handb. der ges. Augenheilk., I. Teil, 3. Band).

Die Regenbogenhaut des Auges hat die Bedeutung einer Blende, durch die einerseits eine übermäßige Belichtung des Auges vermieden, anderseits die für die Erzeugung scharfer Bilder nachteiligen Randstrahlen wenigstens teilweise abgeblendet werden. Der Querschnitt des ins Auge gelangenden Strahlenbündels wird durch die Bilder der wirklichen Blende bestimmt, welche von dem dioptrischen Apparat, d. h. von der Hornhaut und der Linse entworfen werden (Ein- und Austrittspupille). Im reduzierten Auge nach Donders (s. o. S. 352) fallen beide zusammen und liegen in der 20 mm vor dem hinteren Brennpunkt befindlichen brechenden Fläche. Ist das Auge auf den abzubildenden Punkt nicht eingestellt, so hängt die Größe des Zerstreuungskreises auf der Netzhaut außer von dem Abstand des Bildes von ihr noch von der Größe der Pupille ab.

Die Größe der Pupille wird durch zwei Muskeln bestimmt, von welchen der Sphinkter vom N. oculomotorius, der Dilatator vom Halssympathikus innerviert wird. Beide Nerven sind von ihren Kernen tonisch erregt (Kern des Okkulomotorius, unteres Halsmark), wie sich mittelst Durchschneidung nachweisen läßt. Die Einstellung der Pupille ist von der ins Auge fallenden Lichtmenge abhängig und geschieht reflektorisch. Die afferente Bahn des Reflexes ist der N. opticus, die Überleitung der Erregung vom Optikus auf die efferenten Nerven der Iris erfolgt wahrscheinlich durch Bahnen, welche vom vorderen Vierhügel ausgehen.

Die zur Iris gehenden efferenten Nerven werden durch eine Anzahl Gifte in auswählender Weise teils gelähmt, teils erregt. Atropin, Homatropin und Euphthalmin lähmen die Nervenenden im Sphinkter und mehr oder weniger auch im Akkommodationsmuskel, Physostigmin und Muskarin bewirken Reizung derselben Nerven. Kokain reizt die Enden des Sympathikus im Dilatator (vgl. Schenck, 1905, im Handb. f. P. 3, 79).

Die subjektiven Zeichen der Erregung des Sehorgans

sind Licht- und Farbenempfindungen. Wie bei jedem Sinnesapparat können auch beim Gesichtssinn Erregungen aus inneren Gründen vorkommen; sie sind hier sogar besonders auffällig und daher oft beschrieben und untersucht worden. Es handelt sich hierbei zum Teil um Nachwirkungen photischer Reize zum Teil um die Wirkung inadäquater (mechanischer, elektrischer) Reize, oder endlich um Erregungen, die aus unbekannten Gründen an irgend einem Orte der optischen Nervenbahnen entstehen und zu Phantasmen und Halluzinationen führen können. Eine Empfindung besonderer Art ist der Blendungsschmerz, der bei sehr starker Belichtung des Auges auftritt. Er wird wahrscheinlich durch Nervenfasern des Trigeminus vermittelt. (Man vgl. F. Krause, Neuralgie des Trigeminus, 1896, S. 77.)

Die durch adäquate Reize hervorgerufenen Lichtempfindungen sind einer Variation in drei Richtungen fähig: Nach ihrer Intensität oder Helligkeit, ihrer Qualität oder Farbe, nach ihrer Individualität oder Örtlichkeit.

Die Helligkeit, in der ein Licht von gegebener objektiver Intensität gesehen wird, hängt von der Größe der beleuchteten Fläche, der Dauer der Einwirkung, von der Lage der getroffenen Netzhautstelle und von deren augenblicklicher Erregbarkeit ab, die je nach dem Adaptationszustand und sonstigen vorgängigen Beeinflussungen in weiten Grenzen schwanken kann. Die Angabe eines bestimmten Schwellenwertes der Intensität hat daher nur Bedeutung, wenn die Versuchsbedingungen genau bekannt sind. J. v. Kries hat unter den günstigsten Bedingungen hinsichtlich Adaptation, Strahlenart, räumliche und zeitliche Verhältnisse eine Energiemenge von $1{,}3 - 2{,}6 \times 10^{-10}$ Erg erforderlich gefunden (1906, Zeitschr. f. Sinnesphys. 41, 373).

Wie die Empfindungsschwelle zeigt auch die Unterschiedsschwelle sich sehr abhängig von den Versuchsbedingungen. Als ungefähres Maß kann die Angabe von Fechner dienen (1860, Elemente d. Psychphysik I, 149), daß zwei Lichter, deren Intensitäten sich wie 100 zu 101 verhalten, noch unterschieden werden können. Dies bedeutet verglichen mit anderen Sinnen einen sehr hohen Grad der Unterschiedsempfindlichkeit. Die Angabe gilt für mittlere Beleuchtung. Bei schwachem Licht und ebenso bei großer Helligkeit ist die U. E. kleiner.

Lichtreize von kurzer Dauer erscheinen schwächer als bei andauernder Darbietung. Die Empfindung steigt also allmählich zu ihrer vollen Stärke an (Exner, 1868, Wiener Sitzungsb. 58, 601; Stigler, 1908, A. g. P. 123, 163). Anderseits bleiben im Sehorgan nach Erlöschen eines kurzdauernden Reizes noch längere Zeit Erregungen zurück,

die als primäres, sekundäres und tertiäres Bild mit dazwischenliegenden Verdunklungsphasen beschrieben werden (v. Kries, 1905 in Handb. d. P. 3, 220). Auf diesen zurückbleibenden Erregungen beruht die Möglichkeit, durch Reize die mit genügender Häufigkeit in regelmäßiger Folge das Auge treffen, den Anschein einer kontinuierlichen Beleuchtung zu erwecken, ein Kunstgriff, der bei der Konstruktion des Farbenkreisels, des Lebensrades, des Kinematographen praktische Verwertung gefunden hat. Über die hierbei maßgebenden Bedingungen vgl. man Marbe, 1903, A. g. P. 97, 335 und Theorie der Kinematograph. Projektion, Leipzig 1910.

Länger dauernde Beleuchtungen des Auges hinterlassen Nachbilder, entweder von gleicher Helligkeitsverteilung wie der Reiz und im Falle farbigen Lichtes auch von gleicher Farbe, positives, gleich gefärbtes Nachbild, oder mit umgekehrter Helligkeitsverteilung und bei farbigem Licht komplementärer Färbung, negatives, komplementärgefärbtes Nachbild. Der Erfolg hängt von der Stärke des Reizes und der Dauer seiner Einwirkung, sodann aber von der Beschaffenheit des Grundes ab, auf den das Nachbild projiziert wird. Längere Betrachtung selbst lichtschwacher Objekte gibt auf nicht zu dunklem Grunde negative Nachbilder. Hier gilt also die Regel, daß Reizung einer Netzhautstelle mit beliebigem Licht ihre Disposition für die Wirkung eben dieses Lichtes herabsetzt und die Disposition für einen gegensätzlichen Vorgang erhöht.

Die Farbenempfindungen.

Wird weißes Licht durch Brechung oder Beugung in seine Komponenten zerlegt, so entsteht für das Auge die Farbenreihe des Spektrums. Nicht alle im Tageslicht und den künstlichen Lichtquellen enthaltenen Strahlen wirken auf das Auge; der wirksame Bereich ist etwa zwischen den Wellenlängen 800 und 400 $\mu\mu$ eingeschlossen. Jenseits 800 $\mu\mu$ wirken die Strahlen auf die Wärmenerven der Haut, jenseits 400 $\mu\mu$ auf die photographische Platte. Die Strahlen der letzten Art erregen in den durchsichtigen Medien des Auges und in der Netzhaut Fluoreszenz, ferner bei genügender Intensität und Wirkungsdauer entzündliche Erscheinungen (Schneeblindheit). Innerhalb des sichtbaren Strahlenbezirkes entspricht jeder Wellenlänge eine andere Farbe oder „Reizart“. Nur an den Enden des Spektrums findet eine Änderung der Reizart nicht mehr in merklicher Weise statt; hier kann die Änderung der Wellenlänge für das Auge auch durch eine Änderung der Intensität ersetzt werden, was in den übrigen Teilen des Spektrums nicht möglich ist.

Werden zwei homogene oder einfache Lichter gemischt, so erhält man im allgemeinen neue Empfindungen. So entsteht z. B. durch Mischung zweier Lichter aus den Enden des Spektrums (rot und violett) Purpur, der je nach dem Mengenverhältnis der beiden Komponenten sich mehr dem Rot oder dem Violett nähert. Durch die Purpurfarben läßt sich die Reihe der Spektralfarben zu einer in sich geschlossenen Folge ergänzen, in der ein stetiger Übergang vom rot zum violett entweder durch die Reihe der einfachen Farben oder durch Purpur möglich ist.

Diesem Mischergebnis stehen aber andere gegenüber, bei welchen keine neuen Empfindungen entstehen. So gibt es z. B. Mischungen zweier einfacher Lichter, die einem dritten einfachen Licht vollkommen gleich sind. Dies ist der Fall im langwelligen Teil des Spektrums zwischen den Wellenlängen 800 bis 540 $\mu\mu$. Jede beliebige Mischung aus Lichtern dieses Bezirks kann gleichwertig ersetzt werden durch ein einfaches Licht desselben Bezirks. Alle hier vorkommende Reizarten sind somit als Funktionen einer einzigen Variable darstellbar (v. Kries a. a. O. 115). Wählt man eine geometrische Darstellung dieses Tatbestandes, so fallen alle Mischungen aus diesem Spektralbezirk in eine Gerade, welche die beiden äußersten Wellenlängen (800 und 540 $\mu\mu$) miteinander verbindet. Zur eindeutigen Bestimmung der Lage einer gegebenen Mischung auf dieser Geraden eignet sich eine Schwerpunktskonstruktion. Man denkt sich in den Endpunkten der Geraden Massen konzentriert, die den Mengen der zusammengemischten beiden Lichtkomponenten proportional sind. Die Abstände der Mischung von den beiden Endpunkten werden dann diesen Massen umgekehrt proportional sein.

Mischt man zwei einfache Lichter, die nicht dem genannten Bezirk angehören, so erhält man Farben, die zwar auch zwischenliegenden einfachen Lichtern ähnlich sehen, aber stets weißlicher oder weniger gesättigt sind als diese. Wählt man als die eine Komponente ein Licht von etwa 560 $\mu\mu$ und läßt die Wellenlänge der zweiten Komponente mehr und mehr abnehmen, so erhält man eine immer mehr verblassende grünlich gelbe Mischung, die (mit violett als zweiter Komponente) schließlich vollkommen farblos wird. Die beiden einfachen Lichter, die sich zu weiß ergänzen, bilden ein komplementäres Farbenpaar. Aber nicht nur das grünliche Gelb von 560 $\mu\mu$, sondern jede einfache Farbe des Spektrums läßt sich farblos machen durch Zumischung einer anderen einfachen Farbe oder (zwischen den Wellenlängen 560 bis 490) durch Zumischung einer geeigneten Purpurfarbe. Alle nicht komplementären Farbenpaare (mit Ausnahme der Farbengemische aus dem oben bezeichneten langwelligen Bezirk) liefern Mischungen, die einer einfachen Farbe ähnlich sehen, aber weißlich sind. Man kann somit als allgemeine

Regel aufstellen, daß jede beliebige Lichtmischung gleich aussieht wie ein bestimmtes einfaches Licht (oder ein bestimmtes Purpurgemisch), das in einem bestimmten Verhältnis mit farblosen Licht gemischt ist. Innerhalb der geschlossenen Kurve der einfachen und Purpurfarben kommt somit dem weißen Lichte eine zentrale Stellung zu, welcher sich die Mischungen zweier oder mehrerer Lichter im allgemeinen nähern, wenn auch im einzelnen in sehr verschiedenem Grade. Sieht man zunächst von der Empfindungsstärke ab, so sind die in der obigen Regel ausgesprochenen Mischungsergebnisse durch zwei Variablen eindeutig bestimmbar, also in einer Ebene geometrisch darstellbar. Wählt man hierzu wieder die Schwerpunktskonstruktion, so erhält man eine Farbentafel nach Art der Fig. 77. In derselben schneidet jede durch den Weißpunkt gelegte Gerade die Ränder der Tafel in zwei Punkten, die einem komplementären Farbenpaar entsprechen.

Will man endlich auch die Reizstärken der Lichter in die Darstellung einbeziehen, so ist die Einführung einer dritten Variable not-

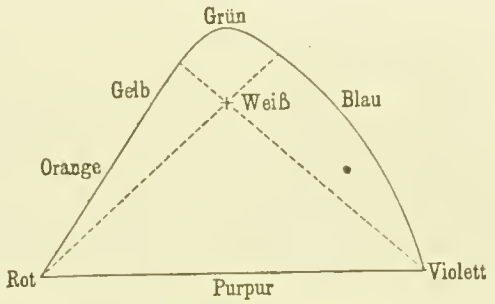


Fig. 77. Schematische Farbentafel nach v. Kries. Handb. d. Phys. 1905. III. 117.

wendig, aber auch ausreichend zur Bestimmung der physiologischen Wirkung ganz beliebiger Lichter und Lichtgemische. Man kann diese Erfahrung auch ausdrücken durch den Satz, daß die Lichtempfindungen eine dreidimensionale Mannigfaltigkeit darstellen oder daß das (normale) Sehen ein trichromatisches ist.

Von dieser Erfahrungstatsache ausgehend nehmen die verschiedenen Theorien der Farbenempfindung eine dreifache Gliederung des lichtempfindlichen Apparates an. Aus der verschiedenen Stärke der Erregung in den supponierten drei Gliedern würden dann durch einen, in übergeordneten nervösen Organen stattfindenden Verschmelzungsprozeß die verschiedenen Empfindungen resultieren. Am eingehendsten geprüft ist die zuerst von Thomas Young aufgestellte und später namentlich von Helmholtz weiter ausgebildete Drei-Faser-Theorie (Physiol. Optik 1896, 344). Ein näheres Eingehen auf diese und andere Theorien ist hier nicht am Platze.

Die vom normalen farbentüchtigen Auge eingestellten Mischungsgleichungen haben nicht für alle Personen Gültigkeit. Abweichungen geringen Grades können zuweilen durch ungleiche Absorption des Lichtes in den durchsichtigen Medien des Auges bzw. in der Retina erklärt werden. Eine nicht geringe Zahl von Personen (etwa 3 % der Männer, seltener Frauen) zeigen aber ein so verschiedenes Verhalten, daß eine andere Beschaffenheit des lichtempfindlichen Apparates angenommen werden muß. In manchen Fällen, in denen die Mannigfaltigkeit der Farbenempfindungen, wie beim normalen, eine dreidimensionale ist, handelt es sich um sog. anomales trichromatisches Farbensehen; ist die Mannigfaltigkeit nur eine zweidimensionale, so spricht man von dichromatem Sehen. Letztere Formen sind relativ häufig und infolge der auffallenden Verwechslungen, zu denen sie führen, schon frühzeitig (im 17. Jahrhundert) bemerkt und untersucht worden. Man unterscheidet mehrere Unterabteilungen, welche als Protanopen, Deuteranopen und Tritanopen bzw. als Rot-Grün- und Gelb-Blau-Blinde bezeichnet werden. Endlich kommen, wenn auch selten, Personen vor, für die alles Licht nur nach Intensität, nicht nach Reizart verschieden ist und die als Total-Farbenblinde oder Monochromaten bekannt sind (v. Kries a. a. O. 124, 149, 189).

Die Gesamtheit der Farbenempfindungen, deren ein normaler Trichromat fähig ist, wird durch die Summe der objektiv darstellbaren Lichter nicht erschöpft. Das Auge liefert auch bei Abwesenheit von Licht Empfindungen, die als Schwarz bezeichnet werden. Zwischen Schwarz und Weiß liefern die Schattierungen des Grau eine unendliche Reihe farbloser Übergänge. Es ist ferner möglich durch gewisse Umstimmungen des Auges (s. u.) Farbenempfindungen zu erregen, die weit reiner (gesättigter, vom Weiß weiter abstehend) sind, als die spektralen Farben. Man hat versucht die Lichtempfindungen nach psychologischen Merkmalen zu ordnen, wobei hauptsächlich auf ihre vergleichsweise Vordringlichkeit und Selbständigkeit Gewicht gelegt worden ist. Diese Betrachtungen haben zur Aufstellung von sechs Grundempfindungen geführt, als welche Weiß und Schwarz, Rot und Grün, Gelb und Blau angesprochen werden. Um der Trichromasie des normalen Auges Rechnung zu tragen, sind sie von E. Hering zu drei Paaren gegensätzlicher Farben zusammengeordnet worden (1874, Wiener Sitzungsb. 69, 85; 70, 169).

Umstimmungen des Sehorganes.

Die physiologische Wirkung eines Lichtes ist nicht nur von seinen physikalischen Eigenschaften abhängig, sondern auch von der Beschaffenheit des Sehorgans. Ein gegebenes Licht wird auf eine ausgeruhte Netzhautstelle stärker wirken als auf eine schon vorher gereizte. Über

die Nachwirkungen, die ein Lichtreiz im Auge hinterläßt, und die unter dem Sammelnamen der Nachbilder zusammengefaßt werden, ist bereits oben kurz berichtet worden. Ist eine Netzhautstelle längere Zeit von homogenem Lichte bestrahlt gewesen und wird ihr dann das komplementäre Licht geboten, so erscheint dasselbe in einer Sättigung, die unter gewöhnlichen Umständen nicht erreicht wird. Diese Erfahrung führt zu der Folgerung, daß selbst die reinen Spektralfarben für das Auge schon ein weißliches Gemisch darstellen und daß die von jeder Farbentheorie anzunehmenden Grund- oder Urfarben eine wesentlich größere Sättigung besitzen müssen.

Die Umstimmung einer Netzhautstelle kann auch erfolgen durch Licht, welches auf benachbarte Flächenelemente fällt. Die Gesamtheit der hierher gehörigen Erscheinungen wird als Licht-Induktion beschrieben. Ein graues Feld erscheint in der Nähe eines weißen dunkler, in der Nähe eines schwarzen heller als in seiner übrigen Fläche; farblose Felder auf gefärbtem Grunde erhalten eine dem Grunde komplementäre Färbung und anderes mehr. Es sind dies die Erscheinungen des Helligkeits- und Farbenkontrastes (Tschermak 1903, E. d. P. 2, 2). Für dieselben gilt als Regel, daß die Belichtung einer Netzhautstelle den Empfindungszustand benachbarter Teile in einem Sinne modifiziert (oder zu modifizieren scheint), der dem der belichteten Stelle entgegengesetzt ist. Man kann hier von einer gegensinnigen Induktion sprechen. Fixiert man ein vom Grunde absteehendes Feld längere Zeit, so kommt auch gleichsinnige Induktion zur Beobachtung, indem sich die Helligkeit oder die Farbe des fixierten Feldes über die dunklere Umgebung auszubreiten scheint.

Eine sehr auffällige Umstimmung erfährt der Sehapparat durch längeren Aufenthalt im Dunkeln. Es findet nicht nur eine Steigerung der Erregbarkeit, sondern auch eine qualitative Änderung der Reaktion statt, derart, daß alle schwachen Lichter farblos erscheinen und die verschiedenen Wellenlängen des Spektrums sich nur noch durch ungleiche Helligkeit unterscheiden. Die Helligkeit des langwelligsten Lichtes (Rot für das farbensehende Auge) ist so gering, daß das Spektrum verkürzt erscheint, das Maximum der Helligkeit ist aus der Gegend der D-Linie bis nahe an E verschoben (Hering und Hillebrand, 1889, Wiener Ber. 98, 70). Überhaupt erscheinen die kurzwelligen Lichter viel heller als die langwelligen. (Messungen bei v. Kries, 1897, Z. f. Ps. 15, 327). Ist das Spektrum gerade lichtstark genug, um farbiges Sehen zu ermöglichen, so bleibt für das vorher verdunkelte Auge die veränderte Helligkeitsverteilung neben dem farbigen Eindruck bestehen und erst bei größerer Helligkeit bzw. nach längerer Belichtung des Auges stellt sich die für Tageslicht gewohnte Reaktion wieder ein. Der beschriebene

Zustand wird als Dunkeladaptation, der in heller Umgebung eintretende Zustand als Helladaptation bezeichnet.

Es ist bemerkenswert, daß die verschiedenen Bezirke der Netzhaut an der Umstimmung in ungleichem Maße beteiligt sind. Die zentralen Partien zeigen sie in geringerem Grade als die Peripherie, in nächster Nähe des Fixationspunktes (in der Netzhautmitte) fehlt sie ganz (v. Kries und Nagel, 1900, Z. f. Ps. 23, 61). Kleine farbige Felder behalten daher bei abnehmender Beleuchtung auch für das dunkeladaptierte Auge ihre Farbe und ihr Helligkeitsverhältnis bis zum Verschwinden, solange sie fixiert werden, nicht dagegen im indirekten Sehen (v. Kries, 1896, C. f. P., 10, 1). Demgemäß bleiben auch von dem helladaptierten Auge eingestellte Farbengleichungen für das dunkeladaptierte Auge nur solange richtig, als die Felder von geringer Ausdehnung sind und fixiert werden.

Diese Beobachtungen haben von neuem die Aufmerksamkeit auf eine Vermutung gelenkt, die seinerzeit von M. Schultze auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen ausgesprochen worden ist (1866, A. m. A. 2, 255), daß die Stäbchen einen Apparat darstellen, der vorwiegend zum Sehen in der Dämmerung befähigt ist. Der von Boll (Berliner Ber., 12. Nov. 1866) und Kühne (1879, Handb. d. Phys. 3, I, 264) erbrachte Nachweis, daß nur die Stäbchen Sehpurpur enthalten, die von A. König gefundene Übereinstimmung zwischen der Lichtabsorption durch das Sehrot und der Helligkeitsverteilung im farblosen Spektrum des dunkeladaptierten Auges (Berliner Ber. 21. Juni 1894), endlich die von der v. Kriesschen Schule ausgeführten messenden Bestimmungen über die verschiedene Funktionsweise des Auges je nach seiner Adaptation haben der erwähnten Hypothese eine große Wahrscheinlichkeit verliehen. Man vgl. die Abhandlungen zur Physiologie der Gesichtsempfindungen, herausgegeben von J. v. Kries, Leipzig 1897, 1902 und 1908, ferner 1905, Handb. d. P. 3, 168.

Die Lokalisation der Gesichtsreize.

Zwei nach Stärke und Farbe gleiche Lichtreize können immer noch eine Verschiedenheit aufweisen, die als eine örtliche bezeichnet wird. Beim Sehen in die Ferne, d. h. mit parallel gestellten Gesichtslinien (s. u.) wird ein die Netzhaut treffender umschriebener Reiz nach außen verlegt in eine Gerade, die von dem gereizten Punkte durch den Knotenpunkt des Auges zielt. Man nennt diese Gerade die Richtungslinie. Denkt man sich die Gesamtheit der erregbaren Netzhautpunkte mit Hilfe der zugehörigen Richtungslinien auf eine außerhalb des Auges liegende Fläche projiziert, so entsteht ein Gesichtsfeld. In demselben liegen folgende ausgezeichnete Orte:

1. Der Schnittpunkt der optischen Achse des Auges.
2. Der Schnittpunkt der Gesichtslinie, d. h. des durch die Netzhautmitte gezogenen Strahles. Dieselbe liegt vor dem Auge nasenwärts von der optischen Achse und bildet mit ihr einen Winkel von 3,5—8° (Helmholtz, Phys. Opt. 2. Aufl, 109). Der Schnittpunkt der Gesichtslinie heißt Fixationspunkt.
3. Der Ort des blinden Fleckes.

Wie auf der äußeren Haut, so wird auch auf der Netzhaut die Reizung zweier verschiedener Flächenelemente im allgemeinen als ungleichartig erkannt und auf einen örtlichen Unterschied bezogen. Die Feinheit der Unterscheidung oder die „Sehschärfe" ist in hohem Maße von dem Prüfungsverfahren abhängig. Die Unterscheidung von zwei leuchtenden Punkten erreicht in der Regel bei dem Abstand von einer Winkelminute ihre Grenze. Man hat infolgedessen nach dem Vorgange von Jäger 1854 zur Prüfung der Sehschärfe Tafeln angefertigt, bestehend aus Buchstaben von überall gleicher Strichdicke. Werden dieselben aus solcher Entfernung betrachtet, daß der Sehwinkel für die Striche 1, und für die fünfmal größeren Buchstaben 5′ beträgt und werden die Buchstaben von der geprüften Person gelesen, so gilt ihre Sehschärfe als normal oder = 1. Sind doppelt so große Buchstaben erforderlich, so ist die Sehschärfe 0,5 usw. Die Unterscheidung von Buchstaben, Ziffern und anderen einfachen Figuren ist für das Auge leichter als die Unterscheidung zweier leuchtender Punkte, weil auch ohne scharfe Abbildung eine Erkennung der Strichrichtungen möglich ist. Die neuen international eingeführten Tafeln zur Prüfung der Sehschärfe nehmen auf diesen Umstand Rücksicht (vgl. Heß, Handb. der ges. Augenheilk. 3. Aufl. Kapitel 12, 212). Noch wesentlich feinere räumliche Unterschiede können wahrgenommen werden, wenn zwei aneinanderstoßende Begrenzungslinien noniusartig gegeneinander verschoben werden (Hering, Ges. d. Wiss., Leipzig, 4. Dez. 1899). Man kommt hier auf Werte (10″), die kleiner sind als die Durchmesser der Zapfen in der Fovea. Nach außen von der Fovea nimmt die Sehschärfe sehr rasch ab, so daß sie 5° vom Fixationspunkt nur noch $^1/_{10}$, in 20° nur noch $^1/_{40}$ der zentralen beträgt.

Die Ausdehnung des Gesichtsfeldes wird mit dem Perimeter gemessen und in sog. Perimeterkarten eingetragen. Die Fig. 78 (S. 370) stellt eine derartige Bestimmung für ein rechtes Auge dar. Die Ausdehnung ist schläfenwärts am größten, in den übrigen Richtungen tritt durch die Lider, die Ränder der Augenhöhle und die Nase eine Einschränkung ein; außerdem reicht auch die Netzhaut auf der nasalen Seite weiter nach vorn. Das Gesichtsfeld des einen Auges wird in horizontaler

Riehtung ergänzt dureh das Gesiehtsfeld des anderen Auges, so daß beide Augen beim Sehen in die Ferne ohne Bewegung des Bliekes 180 bis 200 ° des Horizonts beherrsehen. Das beiden Augen gemeinsame Gesiehtsfeld ist dagegen kleiner als das des einzelnen. Die Grenzen des Gesiehtsfeldes werden nieht als solehe wahrgenommen, sondern nur dadureh erkannt, daß bewegte Gegenstände jenseits derselben aufhören

Fig. 78. Normales Gesiehtsfeld eines reehten Auges, für Weiß bestimmt mit einer Marke von 20 mm². *F* Fixationspunkt, *M* blinder Fleek (aus Tigerstedt, Lehrb. 5. Aufl. II. 197).

siehtbar zu sein. Ebensowenig wird der blinde Fleek als eine Lüeke des Gesiehtsfeldes gesehen, sondern nur als ein Ort, in dem kleine Gegenstände versehwinden können.

Die Projektion der Netzhautbilder naeh außen gesehieht nur solange entlang den Riehtungslinien, als die Augen in die Ferne blieken. Bei konvergierenden Gesiehtslinien beeinflussen sieh die Augen gegenseitig und es gesehieht die Projektion so, als ob die beiden wirkliehen

Augen ersetzt wären durch ein in der Mitte zwischen beiden gelegenes imaginäres Auge (Zyklopenauge nach Helmholtz), das auf den gemeinsamen Fixationspunkt der beiden wirklichen Augen gerichtet ist und in das man sich die Netzhautbilder der wirklichen Augen übertragen zu denken hat. (Hering, 1861, Beitr. z. Phys. 1, 26; Helmholtz, Phys. Optik. 2. Aufl. 751).

Die Beziehung der Netzhautbilder auf bestimmte Orte des Gesichtsraumes ist natürlich nur möglich, wenn bei gegebener Kopf- und Körperhaltung auch die Stellung der Augen im Kopfe eine fest bestimmte ist. Dies ist in der Tat der Fall. Geht man aus von der aufrechten Körperhaltung und einer Augenstellung, bei der beide Gesichtslinien horizontal und sagittal gerichtet sind („Ausgangsstellung") und legt durch die beiden Linien eine Ebene (Blickebene), so schneidet dieselbe die Netzhäute in den sog. Netzhauthorizonten. Wird das Auge bewegt um schließlich wieder in die Ausgangsstellung zurückzukehren, so fallen

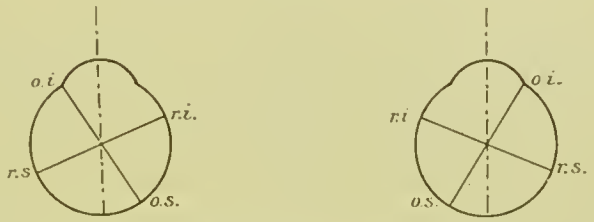


Fig. 79. Lage der Drehungsachsen für die beiden schiefen und zwei gerade Augenmuskeln bei Primärstellung der Augen. oi Obliquus inferior, os Obliquus superior, ri Rectus inferior, rs Rectus superior.

auch die beiden Netzhauthorizonte wieder in die Blickebene, wie man sich namentlich mit Hilfe von Nachbildern leicht überzeugen kann (Helmholtz, Ph. O. 2. Aufl, 657). Eine durch Rollung oder Raddrehung um die Gesichtslinie veränderliche Einstellung der Augen ist also ausgeschlossen, obwohl der Bewegungsapparat die Möglichkeit dazu gewähren würde. Die gesetzmäßige Orientierung der Netzhäute gilt aber nicht nur für die Ausgangsstellung sondern, wie wiederum durch die Nachbildermethode konstatiert werden kann, für jede beliebige Stellung. Doch zeigt sich, daß für diese Sekundärlagen die Blickebene im allgemeinen nicht mehr mit den Netzhauthorizonten zusammenfällt, dieselben also aus ihr herausgedreht werden. Die Drehungen sind indessen nicht regellos, sondern in fester Beziehung zu der jeweiligen Lage der Gesichtslinien.

Für alle Augenstellungen mit parallelen Gesichtslinien (Sehen in die Ferne) läßt sich die Orientierung der Netzhäute durch das von

Listing aufgestellte Gesetz bestimmen. Es besagt, daß es eine Primärstellung gibt, ungefähr entsprechend der oben gewählten Ausgangsstellung, von welcher aus jede sekundäre Augenstellung erreicht werden kann ohne Rollung um die Gesichtslinien. Die Drehung jedes Auges geschieht hierbei um eine Achse, welche auf der primären und der sekundären Lage der Gesichtslinie senkrecht steht. Durch dieses Gesetz wird die Bewegungsfreiheit dritten Grades, die dem Auge als einem nach Art eines Kugelgelenks drehbaren Körper zukommen würde, zu einer solchen zweiten Grades eingeschränkt.

Die Augenmuskeln.

Jedes Auge wird von sechs Muskeln bewegt, die annähernd drei Paare von Antagonisten bilden. Jedes Paar hat eine gemeinschaftliche Drehungsachse und die drei Achsen haben in bezug auf die Primärstellung des Auges folgende Lagen (Fig. 79, siehe S. 371): Die Achse des inneren und äußeren geraden Muskels steht im Drehungspunkte vertikal und senkrecht zur Gesichtslinie; die beiden Muskeln können also ausgehend von der Primärlage reine Seitenwendungen herbeiführen. Die Achse des oberen und unteren geraden Muskels und ebenso die Achse der beiden schiefen Muskeln liegen im Horizontalschnitt des Auges. Mit der Gesichtslinie bildet erstere einen nach vorn und innen offenen Winkel von 70 °, die andere einen nach vorn und außen offenen Winkel von beinahe 40 °. Die Bahnen, die der Fixationspunkt auf einer zur Gesichtslinie senkrechten und um die Strecke dd vom Drehpunkt entfernten Ebene beschreibt, wenn das Auge durch Drehung um eine der drei Achsen aus der Primärstellung herausgeführt wird, sind in Fig. 80 (S. 373) für das linke Auge dargestellt (Hering, Handb. der P. 1880 3, I, 515). Man sieht, daß der R. superior die Gesichtslinie nicht nur hebt, sondern auch nach innen dreht. Um eine reine Erhebung zu erzielen, bedarf es der Mitwirkung des Obliquus inferior; und ebenso bedarf es zu einer Senkung der Blicklinie der gleichzeitigen Innervation des Rectus inferior und Obliquus superior. Eine noch größere Zahl von Muskeln muß in Tätigkeit treten, wenn Hebung oder Senkung mit Seitenwendung kombiniert wird oder wenn das Auge aus einer Sekundärstellung in eine andere übergeht.

Durch die Augenbewegungen wird mit der Gesichtslinie auch das Gesichtsfeld hin und her bewegt und dadurch gewissermaßen nach den Seiten vergrößert. Läßt man die Gesichtslinien nach allen Richtungen die äußersten Exkursionen ausführen, so umschließen sie einen kegelförmigen Raum, dessen Spitze im Drehpunkt des Auges liegt. Der Durchschnitt dieser Kegelfläche mit einer zur Primärlage der Gesichtslinie senkrechten Ebene umschließt das Blickfeld des Auges.

Von der Primärstellung aus gerechnet, kann die größte Exkursion nach unten (45—57 °), die kleinste nach oben (20—45 °) und ungefähr gleichgroße nach außen (38—50°) und innen (42—50°) ausgeführt werden (Zoth, 1905, Handb. d. P. 3, 362).

Die Augenmuskeln sind durch ihren Innervationsmechanismus derart miteinander verknüpft, daß die beiden Augen stets in gleichmäßiger Weise Hebung, Senkung, Seitenwendung oder Konvergenz ausführen müssen (Hering, 1879, Handb. 3, I, 519). Unter ungewöhnlichen Umständen können im Interesse des Einfachsehens Stellungen

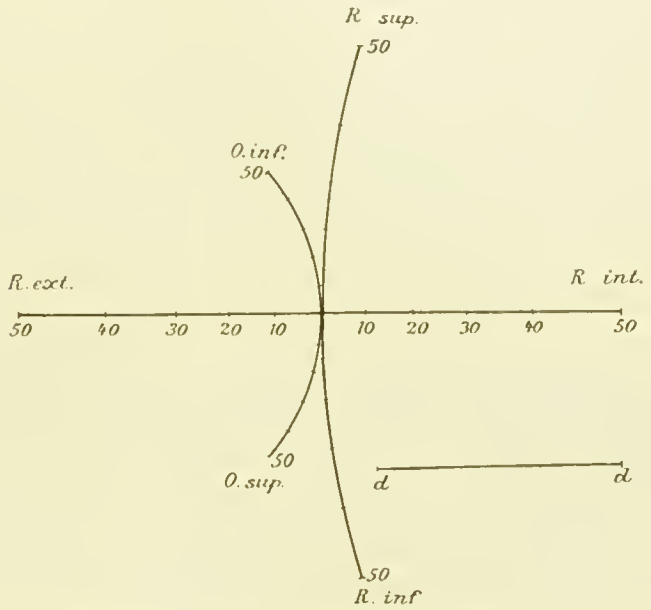


Fig. 80. Darstellung der Bahnen, die der Fixationspunkt des linken Auges durchmißt, wenn es um die in Fig. 79 dargestellten Achsen gedreht wird. Die Ebene, auf der die Bahnen projiziert gedacht sind, ist um die Länge dd vom Drehungspunkt entfernt.

herbeigeführt werden, welche dem Listingsschen Gesetze nicht entsprechen. Die Innervation ist aber auch hierbei für beide Augen eine gleichmäßige (Hofmann, 1903, E. d. P. 2, II, 799; 1906, 5, 599).

Durch die Augenbewegungen wird der Ortswert der einzelnen Punkte des Gesichtsfeldes in fester, jederzeit kontrollierbarer Weise geordnet, sozusagen ihre Koordinaten ausgemessen. Die Ordnung ist eine zweidimensionale, d. h. das Gesichtsfeld erscheint flächenhaft und in unbestimmter Entfernung, wenn Anhaltspunkte für eine Tiefenlokalisationen fehlen, wie z. B. bei der Betrachtung des gestirnten Himmels.

Durch die Augenbewegungen erleiden die Bilder der Außendinge auf der Netzhaut Verschiebungen, die mit den Augenbewegungen gleiche Winkelgröße, aber entgegengesetzte Richtung haben. Würde die Lage der Dinge im Gesichtsfeld nur nach der Lage ihrer Bilder beurteilt werden, so müßte jede Augenbewegung zu einer Scheinbewegung der gesehenen Dinge führen, die der Richtung der Augenbewegung entgegengesetzt wäre. Diese Täuschung findet nicht statt; die Außendinge bleiben während der Bewegung ruhig. Nun geschieht allerdings die Verschiebung des Netzhautbildes hierbei ohne Gestaltsveränderung, was bei der Bewegung der Außendinge im allgemeinen nicht der Fall ist. Daß dies nicht der Grund ist für die unveränderliche Lokalisation folgt aus der Erfahrung, daß die Scheinbewegung sofort eintritt, wenn das Auge auf andere Weise, z. B. durch Fingerdruck bewegt wird. Es muß also mit der Absicht das Auge einem neuen Objektpunkt zuzuwenden eine Umwertung der Lokalisation stattfinden, die nicht die Beziehung der Punkte im Gesichtsfelde aufeinander (die relativen Raumwerte, Hering, 1879, Handb. 3, I, 532) betrifft, sondern die Einordnung des Gesichtsfeldes in den allgemeinen Raum oder in den „Fühlraum" (Hering) des Körpers.

Einfachsehen und Doppeltsehen.

Obwohl von den Außendingen in beiden Augen Bilder entstehen, werden dieselben doch meistens einfach gesehen; es findet eine Verschmelzung der beiden einäugigen Eindrücke statt. Die Verschmelzung ist aber keine unfehlbare. Wird ein Auge durch Fingerdruck aus seiner Stellung gedrängt oder das ihm zugehörige Netzhautbild durch Spiegelung oder Brechung verschoben, so treten sofort Doppelbilder auf. In der Regel genügt es die Aufmerksamkeit auf die Gegenstände des indirekten Sehens zu lenken, um Doppelbilder wahrzunehmen.

Die Erfahrung lehrt, daß Bilder, die verschmolzen werden sollen, eine bestimmte Lage auf der Netzhaut haben müssen. Sie müssen auf korrespondierenden oder Deckpunkten entworfen werden. Ein Paar solcher Deckpunkte sind die Mittelpunkte der Netzhäute. Legt man durch die Mittelpunkte die früher definierten horizontalen und, darauf senkrecht stehend, die vertikalen Meridiane, so können diese für eine schematische Betrachtung als Decklinien und alle in ihnen liegenden Punkte als Deckpunkte betrachtet werden, sofern sie gleichen Abstand von der Mitte haben. Die durch diese Teilung entstehenden Netzhautquadranten sind wechselseitig Deckflächen und die in ihnen liegenden Punkte Deckpunkte, sofern sie gleich und gleichgerichtete Abstände von den horizontalen und vertikalen Meridianen haben. Das Schema setzt eine vollkommene Kongruenz der beiden Netzhäute voraus, die in Wirklichkeit nicht besteht. Namentlich sind nicht die auf den Netz-

hauthorizonten senkrecht stehenden Meridiane korrespondierende oder Deeklinien, sondern Meridiane, die in beiden Augen mit ihrer oberen Hälfte sehläfenwärts geneigt sind (die scheinbar vertikalen Meridiane). Deekpunkte bzw. Deeklinien sind demnaeh die Mittelpunkte der Netzhaut, die Netzhauthorizonte, die scheinbar vertikalen Meridiane und alle Punkte, welche von diesen beiden Linien naeh Höhe und Breite gleichweit abstehen. (Hering, 1861—1864, Beiträge zur Physiol. Heft 1—5; Helmholtz, Phys. Optik. 2. Aufl. 687, 850, 863.)

Aus der Lage der Deekpunkte ergibt sieh für jede Augenstellung der Horopter, d. h. die Gesamtheit der Orte im Raum, die auf Deekpunkten zur Abbildung kommen. Wären die beiden Netzhäute Deekflächen im Sinne von Kongruenz, so würde für die Primärstellung der Augen der Horopter durch das ganze in der Ferne liegende Gesichtsfeld repräsentiert sein. Berüeksiehtigt man, daß die scheinbar vertikalen Meridiane naeh unten konvergieren, so wird der Horopter eine in der Höhe des Fußbodens liegende horizontale Ebene. Für die symmetrisehe Konvergenzstellung bei horizontaler Visirebene besteht der Horopter aus einem in dieser Ebene liegenden Kreis, der durch die beiden Knotenpunkte und den Fixationspunkt geht und aus einer durch den Fixationspunkt gehenden Vertikalen (Helmholtz, a. a. O. 860,; Hering, Handb. d. Phys. 1879 3, I.)

Punkte des Außenraumes, die nieht im Horopter liegen, werden auf disparaten Punkten der beiden Netzhäute abgebildet; sie werden daher im allgemeinen nieht versehmolzen, sondern doppelt gesehen. Die Doppelbilder heißen ungekreuzte, wenn beim Verdeeken eines Auges das gleiehseitige Bild versehwindet, im anderen Fall gekreuzte. Sind z. B. die Augen auf einen nahe gelegenen Punkt geriehtet, so erseheinen weiter entfernte Punkte in ungekreuzten, nähere in gekreuzten Doppelbildern.

Die Disparation der Netzhautbilder ist indessen durehaus nieht notwendig mit dem Auftreten von Doppelbildern verbunden. Jede stereoskopisehe Aufnahme ist ein Beispiel dafür, daß innerhalb gewisser Grenzen disparate Erregungen nieht nur versehmolzen werden können, sondern daß sie aueh das wiehtigste Hilfsmittel für die Tiefenlokalisation darstellen. Die Untersuehungen Herings haben gezeigt, daß je naeh Größe und Riehtung der Disparation die beiden Erregungen in ganz bestimmte Entfernung vor bzw. hinter den Fixationspunkt und die durch ihn gelegte „Kernfläehe des Sehraums" projiziert werden (1864, Beiträge 287; 1879, Handb. 3, I, 392). Die Wahrnehmung von Tiefenuntersehieden ist dabei eine so feine, daß sie die naeh den übliehen Methoden ermittelte Sehsehärfe weit übertrifft (Hering, Ges. d. Wiss. Leipzig, 4. Dez. 1899,).

Gegenüber der Disparation treten Konvergenz und Akkommodation als Hilfsmittel für das Tiefensehen sehr zurück (Hillebrand, 1893, Z. f. Ps. 7, 97). Rücken die gesehenen Gegenstände in so weite Ferne, daß eine stereoskopische Parallaxe ausgeschlossen ist, so kann durch Bewegungen des Kopfes oder des ganzen Körpers eine sukzessive Stereoskopie Platz greifen, die aber nicht von großer Sicherheit ist. Außerdem werden sekundäre Kennzeichen zu Hilfe genommen, wie die Größe des Sehwinkels, unter dem Gegenstände von bekannten Dimensionen erscheinen, die Überschneidung der Begrenzungslinien, die Luftperspektive und anderes mehr.

Namen- und Sachregister.

A.

Abbildung durch Linsen 344.
Abderhalden, Eiweißkörper des Serum 34.
— Eiweißspaltung im Darm 150, 153.
— Hämoglobin 26.
— Trypsinverdauung 150.
Abiurete Verdauungsprodukte 150.
Abkühlung des Nerven 250.
Absonderung des Harns 177.
— des Speichels 131.
Absorptiometer 99.
Absorptionskoeffizient 99.
Achse, optische 344.
v. Aekeren, Vakuolen der Blutkörper 17.
Aderlaß 14, 31, 34.
— vermindert die Reibung des Blutes 67.
Adrenalin 166.
— und Blutkonzentration 94.
Ätherschwefelsäuren 174.
Afferente Nerven 261.
Akkommodation des Auges 353.
— des Muskels an elastische Beanspruchung 209.
Akromegalie 168.
Aktionsströme der afferenten Lungenfasern des Vagus 126.
Aktionsstrom 259.
Alcock, Aktionsströme des Lungenvagus 126.
Aldehoff, Glykogen der Muskeln 162.
Alkalien des Blutes 108.
Alkalikarbonate im Blute 107.
Alles oder Nichts-Gesetz 51.
Alrutz, Schmerzempfindung 310.
— Temperaturempfindung 298, 299.
Alternierende Innervation 271.
Ametropie 355.
Aminosäuren im Blute 163.
— im Darm 150.
Ammoniak im Blute 163.
Amylase des Speichels 135.
Amylopsin 151.
Analgesie der Temperaturpunkte 299.
Analreflex 274.
Analyse der Blutgase 102.
Anderson, Sakralgeflecht 181.
Anklingen der Lichtempfindung 362.
Anode 252.
— physiologische 257.
Anodenschließungszuckung 257.
Anspannungszeit der Herzkammer 61.
Antagonist 267, 324.
Antiperistaltik des Dickdarms 156.
Antithrombin 39.
Aortendruck 60.
Apnoe 125.
Appetitsaft des Magens 137.
Arbeit des Herzens 49.
— des Muskels 212.
Arbeitssammler 212.
Argiris, Neurokeratin 237.
Arneth, Leukozyten 32.
Aronsohn, Geruch 322.
Arrectores pilorum 274.
Arterien, elastische Radialfasern 84.
— Kontraktilität derselben 84.
Arterienpuls 75.
Arthus, Gerinnung des Blutes 40.
Asehoff, Automatie des Herzens 53.
Asher, Lymphbildung 94.
Assimilation 165.
Assoziationsfasern des Hirns 291.
Astasie der Muskeln 282.
Asthenie der Muskeln 282.
Ataxie 281, 323.
Atembewegungen 121.
— tetanische Innervation derselben 124.
Atemmuskeln 122.
Atemnerven 123.
Atemreflexe 126.
Atemstillstand, apnoischer 125.
— reflektorischer 126.
Atemzentra, spinale 124.
Atemzentrum 124.
Atmung 97.
— Einwirkung auf Kreislauf 121.

— spinale 124, 278.
— und Gasgehalt des Blutes 125.
Atmungsluft 119.
Atonie der Muskeln 282.
Atropin, Wirkung auf Speicheldrüsen 132.
Atwater, Respirationskalorimeter 13, 115.
— Stoffwechsel bei Muskeltätigkeit 229.
— Wärmeausgabe 5, 13.
— Wirkungsgrad der Muskeln 230.
Aubert, Lageempfindungen 324.
Auerbachs Plexus 156.
Auge als Camera 344.
— reduziertes 352.
Augenbewegung 371.
Augen, Ausgangsstellung 371.
— kompensatorische Drehungen 325.
— nystagmatische Bewegungen 326.
Augenmuskeln 372.
Augenspiegel 356.
Ausnutzung der Nahrung 195.
Ausscheidungen, Untersuchung derselben 183.
Autochthone Erregung des Vagus 82.
Automatie des Atemzentrums 125.
— des Herzens 53.
— des Rautenhirns 278.

B.

Babkin, Pankreasfistel 147.
Babuchin, Elektrisches Organ 260.
Baer, Diabetes 168.
Bahnung 269, 287.
Bainbridge, Lymphbildung 94.
Bang, Durchlässigkeit der Erythrozyten 38.
Barbera, Lymphbildung 94.
Barclay-Smith, Ileozökalklappe 153.
Barcroft, Blutstrom in der Speicheldrüse 132.
Basische Narkotika 244.
Baskow, Jekorin 237.
Bathmotrope Wirkung der Herznerven 81.
Bauchreflex 273.
Bauchspeichel 147.
Bauer, Resorption von Eiweiß 162.
Baumann, Ätherschwefelsäuren 174.
— Jodothyrin 167.
v. Bayer, Sauerstoffbedarf des Nerven 237.
Bayliss, Absonderung des Bauchspeichels 148.
— Aktivierung des Bauchspeichels 149.
— Darmbewegungen 155.
— Gefäßmuskeln 84.
— Gefäßnerven 85, 87, 89.
— Muskelgefäße 90.
— N. depressor 87, 88.
— reziproke Gefäßinnervation 90.
— Sekretionsstrom der Speicheldrüse 132.
— Speicheltemperatur 132.
Beck, Reibung des Blutes 67.
Beevor, Schhügel 283.
— Stabkranz 287.
Behaarung, Dichte derselben 303.
Bell, Nervenwurzeln 261.
— Sensomobilität 277.
Benedict, Eiweißminimum 196.
— Hungerstoffwechsel 186.
— Körpertemperatur 200.
— Respirationskalorimeter 3, 115.
— Stickstoff im Schweiß 183.
— Stoffwechsel 184.
— Stoffwechsel bei Muskeltätigkeit 229.
— Wärmeausgabe 5, 7, 13.
— Wirkungsgrad 230.
Berenstein, Restluft 119.
Bergendal, Interkostalmuskeln 122.
Bergmann, Interkostalmuskeln 122.
Bergwellen 74.
Bernard, Cl., Bewegungsempfindungen 323.
— Dilatoren der Gefäße 88.
— Gefäßerweiterung in der Speicheldrüse 132.
— Gefäßnerven 85.
— Glykogen 161.
— Zuckerstich 178, 280.
Bernstein, Erregungsleitung 264.
Berthelot, kalorimetrische Bombe 9.
Berührungsempfindung 303.
Berzelius, Wassergehalt des Kotes 154.
Beschleunigungsempfindung 325.
Bethe, Spinalganglion 265.
Bewegungsempfindungen 322.
Beyer, Geschmack 314.
v. Bezold, Schließungstetanus 251.
Bickel, Absonderung des Magensaftes 138.
Bidder, Harnabsonderung 178.
Biedermann, Dauerkontraktion 251.
— Polares Versagen 252.
— Sekundäre Erregung 242.
Bier, Kollateralkreislauf 84.
Bierfreund, Totenstarre 225.
Biernacki, Speichelwirkung 134.
Bilirubin 28, 145.
Biliverdin 145.
Bingel, Glykokoll im Blute 35, 163.
Binnenfasern des Gehirns 283.
Bioelektrizität 257.
Bischoff, Blutmenge 40.
— Stickstoffgleichgewicht 192.
— Wassergehalt des Körpers 91.
Bitterempfindung 315.

Blaas, Mechanische Erregung 247.
Bleibtreu, Respirator. Quotient 184.
— Volum der Blutkörper 30.
Blendungsschmerz 362.
Blickebene 371.
Blickfeld 372.
Blinder Fleck 358, 369.
Blix, Dehnungskurve des Muskels 210.
— Muskelindikator 208.
— Temperaturempfindung 297.
Blum, Diabetes 168.
Blut, Aminosäuren in demselben 162.
— Ammoniakgehalt 163.
— Analyse der Gase desselben 102.
— Bindung des Kohlenoxyds 106.
— Bindung der Kohlensäure 107.
— Bindung des Sauerstoffs 104.
— Eigenschaften 14.
— Entgasung 101.
— Gasgehalt 103.
— Gasspannungen 111.
— geschlagenes 15.
— innere Reibung 67.
— lackfarbenes 20, 23.
— osmotischer Druck 176.
— Sauerstoff desselben 104.
— Stickstoffgehalt 103.
Blutdruck und Herzschlag 80.
Blutdruckkurve 7.
Blutdruckmessung 45.
Bluteiweiß, Säurebindung durch dasselbe 108.
Blutfarbstoff 23.
Blutflüssigkeit 33.
Blutgase, Wirkung auf Atemzentrum 125.
Blutgefäße, Verzweigung derselben 69.
Blutgerinnung 14, 38.
— negative Phase 39.
Blutkörper 17.
— rote, siehe Erythrozyten.
— Volum in der Raumeinheit Blut 9.
— weiße, siehe Leukozyten.
Blutkuchen 15.
Blutmenge des Körpers 40.
— einzelner Glieder 78.
Blutplättchen 39.
Blutplasma 38.
Blutverteilung 80.
Boeck, Kohlenoxydhämoglobin 106.
Böhm, Glykogen der Muskeln 162.
— Kurarin 246.
Bogengänge 327.
Bohr, Gase des Blutes 103.
— Gassekretion der Lunge 111.
— Gewebsatmung 113.
— Invasionskoeffizient 110.
— Kapazität der Lunge 119.
— Karbohämoglobin 108.
— Oxydation in den Lungen 114.
— Quecksilberpumpe 101.
Bohr, Sauerstoffkapazität des Blutes 104.
— Spannung der Gase im Blute 111.
— Spannung der Gase in der Lunge 110.
— Stickstoff des Blutes 103.
— Zuckungssummation im Tetanus 220.
Bois-Reymond, E. du, Aktionsstrom 260.
— Demarkationsstrom 259.
— Unpolarisierbare Elektroden 248.
Bois-Reymond, R. du, Leitung im Nerven 239.
Boll, Sehpurpur 368.
Bonnet, Haarnerven 312.
Bordet, Gerinnung des Blutes 39.
Borkel, Pepsinpepton 140.
Boruttau, Wirkung des Vagus auf Atmung 126.
Bowditch, gefäßerweiternde Nerven 89.
— Kniereflex 274.
— refraktäre Periode 51, 240.
Bowmann, Harnabsonderung 175.
Bradford, Sekretionsstrom der Speicheldrüse 132.
Brad Hill, Speicheltemperatur 132.
Brand, Blasengalle und Lebergalle 144.
Braune, Trägheitsmoment 214.
Brechkraft des Auges 353.
— einer Linse 347.
Brechungsindizis 350.
Brennpunkte einer Linse 344.
Brennweite 345.
Breuer, kompensatorische Augendrehungen 326.
— Labyrinth 327.
— Selbststeuerung der Atmung 126.
Broca, Hirnrinde 284.
Brodie, B., Wärmeregulation 201.
— T. G., Bronchialmuskeln 127.
— Zahl der Thrombozyten 32.
Bronchialmuskeln 127.
Brustdrüse, Hormone für dieselbe 168.
— Transplantation derselben 168.
Bruststimme 342.
Buchanan, Aktionsstrom 260.
Bürker, Absonderungsdruck der Galle 144.
— Blutgerinnung 39.
— Hämochromogen 27.
— Thrombozyten 21.
Bunge, Eisen der Milch 199.
— Hippursäure 174.
Burch, elektrisches Organ 260.
Burdon-Sanderson, Elektrokardiogramm 53.
— Erregungsleitung im Herzen 53.
Burian, Harnsäure 173.
Burton-Opitz, Reibung des Blutes 67.

C.

Cajal, Hirnrinde 291.
— Vierhügel 281.
Camis, Muskelglykogen 226.
Campbell, Hirnrinde 291.
Cannon, Darmbewegungen 155.
— Magenbewegungen 141.
— Magenverdauung 143.
Carlson, Leitung im Nerven 239.
— Lymphsalze 93.
Carnot, Kreisprozeß 235.
Caspari, Eiweißansatz 193.
Chemische Erregung 242.
Chemotaxis 22.
Cholesterin der Erythrozyten 20.
— der Galle 146.
Chronotrope Wirkung der Herznerven 81.
Chylus 93.
Chylusfett 159.
Chymosin des Magensaftes 141.
Clark, Zug- und Druckreize 305.
Coats, Wirkung des Vagus auf das Herz 82.
Cohn, Übergangsbündel 57.
Cohnheim, J., Nervenenden 313.
— J., Speichelwirkung 134.
— O., Erepsin 152.
— O., Resorption am ausgeschnittenen Darm 164.
Connstein, Fettresorption 158.
Cortisches Organ 337.
Crawford, Wärmeregulation 201.
Cremer, Öffnungserregung 253.
Cristae acusticae 327.
Cruor 17.
Cyon, Temperatur und Herzschlag 52.

D.

Dämmerungssehen 368.
Danilewski, thermoelektrische Messung 232.
Darm, Ausscheidung durch denselben 154.
Darmbewegungen 154.
Darmepithel in Fettverdauung 159.
Darmgärung 153.
Darminhalt 152.
— Bewegung desselben 152, 154.
Darmsaft 151.
Dastre, gefäßerweiternde Nerven 89.
— Infusion und Diurese 179.
Davy, Restluft 119.
Day, Magenverdauung 143.
Deckpunkte der Netzhäute 374.
Deformation und Druckempfindung 304.
— zyklische 208.
Dehnung des Muskels 207.
Dehnungskurve des erregten Muskels 210, 217.
— des ruhenden Muskels 207.
Delage, Lageempfindungen 324.
Demarkationsstrom 257.
Dextrine 134.
Diabetes 167.
Dichte der Gase 98.
Dickdarmverdauung 153.
Differenzton 339.
Dikrotie des Pulses 75.
Dilatoren der Gefäße 88.
Dioptrie 347.
Dioptrik des Auges 350.
Disparate Punkte der Netzhäute 375.
Disse, Geschmacksorgane 317.
Dittler, Aktionsstrom 260.
— tetanische Innervation der Atemmuskeln 124.
Dittmar, Gefäßzentrum 86, 279.
Dixon, Bronchialmuskeln 127.
Dogiel, Nervenenden 313.
Donders, Akkommodation 354.
— reduziertes Auge 352, 361.
Doppelbilder 374.
Doppelsinniges Leitungsvermögen 241.
Drechsel, Jekorin 237.
Drehbeschleunigung, Wahrnehmung derselben 326.
Drehungsachsen der Augenmuskeln 372.
Drei-Schalen-Versuch 301.
Dreser, Nierenarbeit 177.
Dromotrope Wirkung der Herznerven 81.
Druck in der Aorta 60.
— im Herzen 58.
— negativer, in der Herzkammer 59, 62
— in den Kapillaren 77.
— osmotischer 19.
Druckbilder der Haut 305.
Druckempfindung 301.
Druckgefälle in der Blutbahn 68.
Druckpuls 75.
Druckpunkte 303.
Drucksinn, tiefer 323.
Düll, Stärke 134.
Dünndarmverdauung 143.
Dürck, elastische Radialfasern der Arterien 84.
Dunkeladaptation 367.
Dunkelnetzhaut 359.
Durig, Restluft 119.
Dursttod 197.
Dyspnoe 125.

E.

Eckhard, Elektrotonus 253.
— N. erigens 88.
— Zuckerstich 179.

Effektorische Nerven 261.
Efferente Nerven 261.
Ehrlich, F., Bildung des Harnstoffs 172.
Ehrsam, Geschmack 318.
Einfachsehen mit beiden Augen 374.
Einthoven, Aktionsströme des Lungenvagus 126.
— Bronchialmuskeln 127.
— Elektrokardiogramm 55.
— Herztöne 64.
— Kardiophonogramm 65.
— Saitengalvanometer 54, 259.
v. Eiselsberg, Totenstarre 225.
Eiweiß, arteigenes 196.
Eiweißausscheidung durch Galle 162.
Eiweißkörper 8.
— des Muskels 224.
— Resorption derselben 162.
Eiweißminimum 196.
Eiweißquotient des Serum 34.
Eiweißspaltung durch Trypsin 150.
Elastizität des Muskels 207.
Elastizitätmodul des Muskels 207.
Elektrische Erregung 247.
Elektrisches Organ 260.
Elektrische Wirkungen der Gewebe 257.
Elektrode, differente 256, 305.
— indifferente 256.
Elektroden, unpolarisierbare 248.
Elektrokardiogramm 53.
Elektrotonus 254.
Ellenberger, Futterschichtung im Magen 142.
— Magenverdauung 143.
Ellinger, Darmperistaltik 155.
— Fäulnis im Dickdarm 154.
Elliot, Adrenalinwirkung 166.
— Ileozökalklappe 156.
Embden, Bildung des Harnstoffs 172.
Empfindung 294.
Endfüßchen an den Ganglienzellen 263.
Endhirn 283.
Endogene Harnbestandteile 172.
Endolymphe 337.
Endstreeke, gemeinschaftliche 269.
Energie, Erhaltung 2.
— der Gehörsreize 331.
Energieausgabe, tägliche 6.
Energiebedarf des Menschen 190, 195.
Energiebilanz 12, 13.
Energiegehalt der Nahrung 195.
Energieumsatz des Muskels 230, 235.
Engelmann, Chemotaxis 22.
— elektrisches Organ 260.
— Erregungsleitung im Herzen 52.
— irreziproke Erregungsleitung 241.263.
— Leitung im Muskel 240.
— Leitung im Nerven 239.
— Leitungsgeschwindigkeit 265.
Engelmann, Nervenwirkungen auf das Herz 81.
— polares Versagen 252.
— refraktäre Periode 51, 240.
— Ureter 179, 240.
Enterokinase 149.
Entgasung 101.
Enthirnung 283.
Enthirnungsspasmus 270.
Entlcerungszeit der Herzkammer 49, 61.
Entspannungszeit der Herzkammer 61.
Epithelkörperchen 166.
Erb, Adrenalinwirkung auf das Blut 94.
Erepsin 150.
Ergänzungsluft 119.
Erholung des Muskels 222.
Erlanger, Sphygmomanometer 77.
Ermüdung des Muskels 222.
Ernährung des Herzens 52.
— Einfluß auf Harn 170.
Ernährungslehre 189.
Erregbarkeit des gekühlten Nerven 250.
Erregung durch chemische Mittel 242.
— elektrische 247.
— durch Licht 357.
— mechanische 246.
— verborgene 212.
— durch Wasserentziehung 243.
Erregungsleitung im Herzen 52.
— im Muskel 239.
— im Nerv 237.
Erregungsstrom 259.
Erregungswelle 240.
Erythrozyten 17.
— Kerne 18, 31.
— Maulbeerform 20.
— Stechapfelform 20.
— Stroma 20, 28.
— Vakuolen 17.
— Volumänderung 18.
— Wassergehalt 17.
— Zahl in der Raumeinheit Blut 31.
Eupnoe 125.
Ewald, Durchtritt von Luft durch die Lunge 112.
— Funktion der Schnecke 340.
— Labyrinth 327.
— Muskelschwäche 282.
— N. octavus 281.
Exner, Anklingen der Lichtempfindung 362.
— Bahnung 269, 287.
— Hemianopsie 289.
— Längsmuskeln 181.
— Kurze Töne 340.
— Linse 351.
— Reflexzeit 266.
— Regio olfactoria 322.
— Sensomobilität 277.
— Temperatur des Herzens 204.

Exogene Harnbestandteile 172.
Exspirationsluft, Zusammensetzung 109.
Exspirationsmuskeln 122.
Exterozeptive Bahnen 270.
Eykman, Schluckbewegung 136.

F.

Fahr, Muskelsalze 227.
Falsettstimme 342.
Farben, komplementäre 364.
Farbenblindheit 366.
Farbenempfindung 363.
Farbenkontrast 367.
Farbenmischung, additive 364.
Farbentafel 365.
Faserstoff 15.
Fechner psychophysische Maßformel 306
— Unterschiedsschwelle für Lichtreize 362.
Ferment des Speichels 133.
Fernpunkt des Auges 353.
Fette 8.
Fettemulsion im Chylus 159.
Fettresorption 158.
Fettsäuren, Löslichkeit in Galle 147, 158.
Fettspaltung im Darm 150, 158.
Fetttropfen in den Darmepithelien 159.
Fibrin 15.
Fibrinferment 39.
Fibrinogen 38.
Fick, A., Arbeitssammler 212.
— Längenkurve 214.
— Leitung im Nerven 239.
— Muskeldehnung 209.
— Muskelwärme 234.
— die Muskelzuckung als Kreisprozeß 235.
— Schleuderkurve 216.
— Spannungskurve 214.
— thermoelektrische Messung 230.
— Trommelfell 334.
— Wirkungsgrad 233.
— R., Interkostalmuskeln 122.
Filehne, Sensomobilität 277.
Fischer, E., Geruchsschwellen 319.
— O., Cortisches Organ 340.
— O., Trägheitsmoment 214.
— R., Glykogengehalt der Leber 161.
Fixationspunkt 369.
Flechsig, Hirnrinde 290.
Fleck, blinder 358.
v. Fleischl, Hämoglobingehalt des Blutes 29.
Fleischmilchsäure 227.
Fletcher, Fleischmilchsäure 227.
— Stoffwechsel des Muskels 228.
— Totenstarre 225.
Flimmerbewegung in den Atemwegen 127.
Flüsterstimme 343.
Folin, Einfluß der Ernährung auf den Harn 171.
— Eiweißresorption 163.
— Versuchkost 182.
Fontana, Druckpunkte 308.
Formanten der Vokale 342.
Forster, salzarme Nahrung 198.
Frank, O., Arterienpuls 75.
— Chylusfett 159.
— Druck in der Aorta 61.
— Druck im Herzen 59.
— Fettresorption 160.
— Fettspaltung im Darm 158.
— Sphygmograph 75.
— Spiegelmanometer 61, 76.
— Tachograph 78.
Fredericq, Erregung des Atemzentrums 125.
v. Frey, Druckpunkte 303.
— Erregung des Drucksinns 304.
— Gaswechsel des Muskels 229.
— Geschmack 317.
— Hubhöhe und Reizfrequenz 222.
— Ikterus 145.
— Interferenz der Zuckungen 220.
— Kaltfrösche 250.
— Klappenschluß 58.
— Nervenenden 313.
— Raumschwellen 308.
— Reizhaare 302.
— Temperaturempfindung 298.
— unterstützte Muskelzuckung 219.
— Zug- und Druckreize 305.
Friedenthal, Vaguslähmung 277.
Friedrich, P., Leukozyten 32.
Fritsch, Rindenreizung 284.
Fühlraum 374.
Füllungsdruck des Herzens 58.
Füllungszeit der Herzkammer 61.
v. Fürth, Aktivierung der Pankreaslipase 150.
— Muskelplasma 224.
Fuld, Gerinnung des Blutes 40.
Fußsohlenreflex 273.

G.

Gad, Atemzentrum 124, 278.
— Atmung nach Ausschaltung der Vagi 126.
— Latenzzeit 212.
Gärtner, Volum der Blutkörper 30.
Galle 144.
— Aktivierung der Pankreaslipase 147.
— Eiweißausscheidung durch dieselbe 162.

Gallenfarbstoffe 145.
Gallensäuren 145.
Gallensteine 145, 146.
Gallenwege 144.
Gamgee, Blutfarbstoff 26.
Garten, Demarkationsstrom 258.
— elektrisches Organ 260.
— Netzhautströme 360.
— Optogramme 360.
— Pigmentepithel 360.
— Schließungstetanus 251.
Gase des Blutes 103.
— Löslichkeit in Wasser 99.
Gasdichte 98.
Gaskell, Herzblock 53.
— Hubhöhe und Reizfrequenz 222.
— Muskelgefäße 89.
— Wirkung des Vagus auf Herz 83.
Gassekretion in der Lunge 111.
Gasspannungen im Blute 111.
Gaswechsel des Muskels 228.
Gauß, optische Konstanten 349.
Gefäßerweiternde Nerven 85.
Gefäßmuskeln 84.
Gefäßnerven 85.
Gefäßschatten 358.
Gefäßtonus 203.
Gefäßverengernde Nerven 85.
Gefäßverzweigung 69.
Gefäßzentra, spinale 87.
Gefäßzentrum 86, 279.
— und Wärmeregulation 91.
Gehirn 275, 283.
— Abtragung desselben 283.
— und Körpertemperatur 204.
Gehörsempfindungen 330.
Gehörgang 334.
Gehörknöchel 335.
Gelbsucht 144, 145.
Gelenkempfindlichkeit 324.
Gengou, Gerinnung des Blutes 39.
Genußmittel 199.
Geppert, Erregung des Atemzentrums 125.
Geräusche 330.
Geräuschlaute 343.
Geräuschwahrnehmung 340.
Gerinnung des Blutes 38.
Gerinnung im Muskel 225.
— intravaskuläre 39.
Gerota, Epithel der Harnblase 181.
Geruch und chemische Konstitution 319.
Geruchsempfindungen 318.
Geruchsmesser 321.
Geruchsorgan 320.
Geruchsqualitäten 320.
Geschlechtscharaktere, sekundäre 168.
Geschmacksempfindung 314.
Geschmackslähmung, elektive 318.
Geschmacksorgane 317.
Geschmacksschwellen 315.
Geschwindigkeit der Pulswelle 76.
Geschwindigkeitspuls 78.
Gesichtsempfindungen 344.
Gesichtsfeld 368.
Gewebsatmung 112.
Gewebsdruck 95.
Gewürze 199.
Gierke, Atmungszentrum 278.
Gildemeister, Wirkung von Stromstößen 256.
Gleichgewicht, Erhaltung desselben 281.
Glukosurie 167.
Glutäalreflex 273.
Glykocholsäure 146.
Glykogen 161.
— der Muskeln 161, 226.
Gmelins Gallenprobe 145.
Goldscheider, Gelenkbewegungen 324.
— Reflexe vom Muskel auf die Atmung 324.
— Temperaturempfindung 298, 299.
Golgi, Nervenenden 312.
— Sehnenspindeln 324.
Goltz, Automatie des Lendenmarkes 181.
— Enthirnung 283.
— Gefäßnerven 86, 88.
— Gefäßzentra 280.
— Schweißnerven 203.
— Wärmeregulation 280.
Gotch, elektrisches Organ 260.
— gekühlte Nerven 250.
— Rindenepilepsie 287.
Gowers, Hämoglobingehalt des Blutes 29.
Greer, Lymphsalze 93.
Gréhant, Blutmenge 41.
Gruber, Eiweißansatz 193.
— Kochsalzentziehung 198.
— Stickstoffgleichgewicht 7, 193.
Grünbaum, Hirnrinde 285.
Grützner, chemische Erregung 242.
— Futterschichtung im Magen 142.
— Öffnungserregung 235.
— Rückläufiger Transport im Darm 157.
Grundfarben 366, 367.
Grundton eines Klanges 332.
Gürber, Ausscheidung von Eiweiß durch Galle 162.
— Bindung der Alkalien des Blutes 108.
— Hämoglobin und Hämatin 29.
— Karbonate des Blutes 107.
— kristallisiertes Serumalbumin 34.
— Respirationsapparat 115.
— Salze des Blutes 37.
— Vakuolen der Blutkörper 17.
Gumlich, Nuklease des Bauchspeichels 151.

H.

Haar als Tastapparat 303.
Hämatin 27.
Hämatoporphyrin 145.
Hämin 27.
Hämoehrom, der Farbstoff der Erythrozyten 26.
— Sauerstoffbindung desselben 106.
Hämoehromogen 27.
Hämoglobin 25.
— elementare Zusammensetzung 26.
— Menge in der Raumeinheit Blut 28.
— Sauerstoffbindung 25.
Hänig, Gesehmaek 317.
Haesers Koeffizient 169.
Hahn, Gesehmaek 314.
Halbvokale 343.
Haldane, Blutmenge 40.
— Erregung des Atemzentrums 125.
— Sauerstoffspannung im Blute 111.
— Kohlenoxydblut 106.
— Respirationsapparat 115.
Hales, Blutdruekmessung 46.
Hallauer, Ausseheidung von Eiweiß dureh Galle 162.
Hallervorden, Bildung des Harnstoffes 173.
Halliburton, Eiweißkörper des Serum 33.
Hamburger, Kohlensäure und Volum der Blutkörper 108.
— Maltase des Bauehspeiehels 151.
Hammarsten, Fibrinogen 38.
— Gasgehalt der Lymphe 112.
— Labgerinnung 141.
Harley, Ikterus 145.
Harn 169.
— osmotiseher Druek 176, 177.
— Untersuehung 183.
Harnabsonderung 174, 177.
Harnbestandteile 170.
Harnblase 180.
Harnentleerung 179.
Harnflut 178, 280.
Harnröhre 180.
Harnsäure 173.
Harnstoff 172.
Harteneek, Muskelwärme 234.
Hasselbaleh, Kapazität der Lunge 119.
Hauptebenen einer Linse 345.
Hauptsehlag des Pulses 75.
Hautempfindungen 293.
Hautnerven, Endigung derselben 312.
Hayeraft, Geruch 319.
Head, tiefer Drueksinn 323.
Heidenhain, Aktivierung von Pankreasextrakten 149.
— Gallenabsonderung 144.
— Gefäßerweiterndo Nerven 89.
Heidenhain, Harnabsonderung 176.
— künstliehor Magensaft 139.
— Lymphbildung 94.
— Lymphmenge 93.
— Magenfistel 137.
— Muskolwärme 234.
— Pankreasfistel 147.
— Resorption von Eiweiß 162.
— resorptive Kraft des Darms 164.
— Speiehelabsonderung 132.
— thermoelektrisehe Messung 230.
— Vaguswirkung auf Herz 82.
Helber, Zahl der Thrombozyten 32.
Held, Endfüßehen 263.
— Vierhügel 281.
Helligkeitskontrast 367.
Hellnetzhaut 359.
Helmholtz, Akkommodation 354.
— Augenbewegung 371.
— Augenspiegel 356.
— Dreifasertheorie 365.
— Funktion der Sehneeke 340.
— Horopter 375.
— Induktionsvorgang 212.
— Konstanten des Auges 352.
— Linse 350.
— Nervenleitung 237, 239.
— Ophthalmometer 351.
— Orientierung der Netzhäute 371.
— Raumsinn 308.
— Resonatoren des Ohres 338.
— Sehwebungen 339.
— Summation der Zuekungen 220.
— Teiltöne 332.
— thermoelektrisehe Messung 230.
— Trommelfell 334.
— Verstärkungsgebiete 342.
— Zyklopenauge 371.
Hemiamblyopie 289.
Hemianopsie 289.
Hemmeter, Rüekläufiger Transport im Darm 157.
Hemmung, spinale 267.
Hendriekson, Muskeln der Gallenwege 144.
Henri, Raumsinn 307.
Henriques, Einfluß der Nerven auf die Gassekretion der Lunge 112.
— Gase des Blutes 103.
— Oxydationen in der Lungo 114.
Hensen, Cortiseles Organ 338.
— Glykogen 161.
— Tonempfindung 330.
— Trommelfell 334.
Hering, E., Atemstillstand 126.
— Augenbewegungen 372.
— Dunkeladaption 367.
— Horopter 375.
— Kaltfröseho 250.
— Projektion der Netzhautbilder 371.

Hering, E., Raumsinn 374.
— Raumwerte des Auges 374.
— Sehschärfe 369.
— Selbststeuerung der Atmung 126.
— Temperaturempfindung 301.
— Theorie der Farbenempfindung 366.
— Tiefensehen 375.
— Vagusreflex auf Herz 82.
Hering, H. E., Ataxie 281.
— Bewegungsempfindungen 323.
— N. accelerans 83.
— Reflexbewegung 267.
— Rezeptorische Nerven der Muskeln 324.
— Übergangsbündel 57.
Herlitzka, Geschmack 317.
Hermann, absolute oder größte Kraft des Muskels 217.
— bioelektrische Ströme 257.
— Funktion der Sehnecke 340.
— Klangfarbe 333.
— Kotbildung durch den Darm 154.
— Leitung im Muskel 240.
— Sprachlaute 343.
— Totenstarre 224.
— Trommelfell 334.
— Vokale 342.
Herz, Druck in demselben 58.
— Ernährung 52.
— Erregungsleitung 52.
— refraktäre Periode 51.
Herzarbeit 49.
Herzblock 53.
Herzhemmung 82.
Herzklappen 57.
Herzmuskel, Bau 56.
— Eigenschaften 50.
Herznerven 81, 83.
Herzschlag und Blutdruck 80.
— und Temperatur 52, 80.
Herzstillstand durch Vagus 82.
Herztemperatur 204.
Herzstoß 62.
Herztöne 62.
Hess, C., Akkommodation 355.
— Sehschärfe 369.
— O., Adrenalinwirkung auf das Blut 94.
— W., Reibung des Blutes 67.
Hesse, Bau des Herzmuskels 56.
Hill, Einfluß der Schwere auf den Blutstrom 91.
— Gefässnerven 87.
Hillebrand, Dunkeladaptation 367.
— Tiefensehen 370.
Hippursäure 173.
Hirnnerven 275.
Hirnreflexe 278.
Hirsch, Reibung des Blutes 67.
Hirudin 40.
His, W., Riechschleimhaut 320.
— Übergangsbündel 57.
Hitzeempfindung 299.
Hitzig, Rindenreizung 284.
Hochhaus, Eisenausscheidung durch den Darm 154.
Höber, Geschmack 316.
Hönigschmied, Schmeckbecher 317.
Hörgrenzen 331.
Hörschwelle 331, 339.
Hörsphäre 289.
Hörvermögen 334.
Hofmann, F. B., Augenbewegungen 373.
— Hubhöhe und Reizfrequenz 222.
— mechanische Erregung 247.
— Vaguswirkung auf Herz 82.
Hofmeister, F., Eiweißkörper des Serum 33, 34.
— Eiweißsynthese im Darm 163.
— Magenbewegungen 142.
— Magenverdauung 143.
— V., Futterschichtung im Magen 142.
Hopkins, Fleischmilchsäure 227.
Hoppe-Seyler, Blutfarbstoff 26.
— Hämoglobingehalt des Blutes 29.
— Respirationsapparat 115.
Hormone 165.
Hornborg, Absonderung des Magensaftes 138.
Horopter 375.
Horsley, Rindenepilepsie 287.
— Sehhügel 283.
— Stabkranz 287.
Howell, Aminosäuren im Serum 35.
Hubhöhe des Muskels 212.
— Einstellung auf Reizfrequenz 222.
Hüfner, Spektrophotometer 29.
Hürthle, Cholesterinester im Serum 35.
— Reibung des Blutes 67.
Hungergefühl 187.
Hungerkot 154.
Hungerstoffwechsel 184.
Hypermetropie 355.
Hypophyse 168.

I.

Ikterus 144, 145.
Inagaki, Blutbildung 32.
— Eiweißquotient des Serum nach Aderlaß 34.
— Hämoglobin und Hämatin 29.
— kristallisiertes Serumalbumin 34.
— Muskelsaft 224.
— Säurebindung durch das Serumeiweiß 108.
Indifferente Narkotika 244.
Indifferenzstrecke 300.

Induktion in der Netzhaut 367.
Induktionsapparat 255.
Innere Atmung 112.
Innervation der Atemmuskeln 124.
— der Augenmuskeln 373.
Inosit des Muskels 227.
Inotrope Wirkung der Herznerven 82.
Inspirationsmuskeln 122.
Interferenz der Zuckungen 220.
Interkostalmuskeln 122.
Intermediärgebiete der Hirnrinde 290.
Intrapleuraler Druck 120.
Invasionskoeffizient der Atmungsgase 110.
Iris 361.
Irreziproke Erregungsleitung 241.
Isodynamie der Nahrungsstoffe 189.
Isolation des Erregungsvorganges 242.

J.

Jacobj, Kraftsinn 323.
Jäger, Sehschärfe 369.
Jaquet, Einfluß der Luftverdünnung auf das Blut 31.
Jekorin 237.
Jensen, trophische Nerven 277.
Jodothyrin 167.
Johansson, Blutdruck und Herzschlag 80.
— Muskelruhe 195, 200, 202.
— Muskelzittern 202.
— N. accelerans 83.

K.

Kahn, Kontraktilität der Kapillaren 84.
— Schluckbewegung 136.
Kalorie 3.
Kalorimeter 3.
Kalorimetrische Bombe von Berthelot 9.
Kaltfrösche 250.
Kaltpunkte 297.
Kanitz, Temperatur und Herzschlag52.
Kapillardruck 77.
Kapillarelektrometer 64.
Kapillaren, Kontraktilität 84.
Karbohämoglobin 108.
Kardinalpunkte 349, 352.
Kardiogramm 60.
Kardiophonogramm 65.
Karpa, Totenstarre 225.
Kathode 252.
— wahre oder physiologische 253.
Kathodenschließungszuckung 256.
Katschkowsky, Ausschaltung der Vagi 126, 277.
Katz, Muskelsalze 227.
Kaubewegung 129.
Kauder, Eiweißkörper des Serum 33.
Kayser, Rolle der Nase für die Atmung 127.
Kehlkopf 341.
Kernfläche des Schraums 375.
Kiesow, Druckempfindung 302, 303, 304, 308.
— Geschmack 314, 316, 318.
— Schmerzempfindung 309, 311.
Kindermann, Schluckbewegung 135.
Kindspech 154.
Kitagawa, Zerebroside 237.
Kjeldahl, Stickstoffbestimmung 183.
Klang 332.
Klangfarbe 332.
Klappenschluß im Herzen 58.
Klecn, Reflexe vom Muskel auf die Gefäße 324.
Kleinhirn 282.
Klug, Sekret des Dickdarms 153.
Kniereflex 274.
Knierim, Bildung des Harnstoffs 172.
Knochenleitung der Schälle 333.
Knotenpunkte einer Linse 347.
Kobert, Durchtritt von Luft durch die Lunge 112.
— Hämochromogen 27.
Koch, Automatie des Herzens 53.
Köhler, Element ranalyse des Muskels 223.
König, Sehpurpur 368.
Köppe, Lymphdrüsen 96.
Körperfühlsphäre 288.
Körpertemperatur 199.
— und Gehirn 200.
Köster, N. depressor 87.
— trophische Nerven 277.
Kohlehydrate 7.
— Resorption derselben 160.
Kohlenoxydblut 106.
Kohlenoxydvergiftung 107.
Kohlensäure im Blute 107.
Kohlenstoff im Eiweiß 184.
Kohlenstoffgleichgewicht 193.
Kohlrausch, W., Kurze Töne 340.
Kombinationstöne 339.
Kompensatorische Augendrehungen 325.
Komplementäre Farben 364.
Konjugierte Punkte 346.
Konstanten, optische 350, 352.
Konstriktorische Nerven 85.
Kontraktur des Muskels 221.
Kontrast 367.
Konvergenz 348.
Konzentrationsströme 258.
Kopfstimme 342.
Koreck, Sekret des Dickdarms 153.
Korrespondierende Punkte der Netzhäute 374.

Kossel, Purinkörper 173.
Kost, Energiegehalt 195.
Kostregeln 194.
Kot 154.
— Untersuchung 183.
Kottmann, Blutmenge 40.
Kraft, absolute oder größte, des Muskels 217.
Kratschmer, Atemstillstand 126.
— Vagusreflex auf Herz 82.
Krause, F., Blendungsschmerz 362.
— Geruch 322.
— Geschmack 317.
— trophische Nerven 277.
— Nervenenden 312.
Krehl, Aufnahme des Fettes durch das Darmepithel 159.
— Bau des Herzmuskels 56.
— Herztöne 63.
— Klappenschluß 58.
— Vaguslähmung 277.
Kreidl, Drehempfindung 326.
— Kompensatorische Augendrehungen 326.
— Otolithen 328.
Kreislauf und Atmung 121.
Kreislaufschemata 43, 68, 71.
Kremasterreflex 273.
Kretschmer, Adrenalinwirkung 166.
v. Kries, Arterienpuls 75.
— Druck in den Kapillaren 77.
— Dunkeladaptation 368
— Farbentafel 365.
— Füllungsdruck 58.
— Geschwindigkeitspuls 78.
— Lichtmischung 364.
— mittlere und maximale Stromgeschwindigkeit 66.
— Nachbilder 363.
— Schwellenwert des Lichtreizes 362.
— Tachograph 78.
— unterstützte Muskelzuckung 219.
Krogh, Gassekretion der Lunge 113.
— Gefäßnerven 85.
— Respirationsapparat 115.
— Sauerstoffspannung im Blute 104.
Kroneeker, Schluckbewegung 36.
Krümmungsradien 351.
Kühne, doppelsinnige Nervenleitung 241.
— Muskelplasma 224.
— Nervenleitung 261.
— Optogramme 360.
— Sehpurpur 368.
Külpe, Reaktionszeit 267.
Küß, Speichelwirkung 134.
Küster, Gallenfarbstoffe 145.
— Hämatinsäuren 28.
— Hämin 27.
— Hämopyrrol 27.
Kufferath, Ikterus 145.
Kunkel, Geschmack 318.
Kurarin 246.
Kutscher, Darmsaft 152.
— Darmverdauung 153.
— Eiweißresorption 163.

L.

Lab des Magensaftes 141.
Labyrinth 281, 327, 337.
Längenkurve des Muskels 212.
Lageempfindungen 322.
Laktase des Pankreas 151.
Landerer, Gewebsdruck 95.
Lane-Claypon, Hormone für die Brustdrüse 168.
Langendorff, Gaswechsel des Herzens 51.
— spinale Atmung 279.
Langley, Adrenalinwirkung 166.
— Gefäßnerven 85.
— rezeptive Substanzen 247.
— Sakralgeflecht 181.
— Schweißnerven 203.
— Speicheldrüsen 131.
Latenzzeit des Muskels 212.
— des Reflexe 264.
Lavoisier, Wärmeregulation 201.
Leber, Chemotaxis der Leukozyten 23.
Leberglykogen 161.
Leegaard, Indifferenzstreeke 300.
Le Gallois, Atmungszentrum 278.
Lehmann, K. B., Fettbildung 192.
Leitungsgeschwindigkeit im Muskel 240.
— im Nerven 238.
Leitungszeit des Reflexes 265.
Lenander, Schmerzempfindung 309.
Leukozyten 21.
— Zahl in der Raumeinheit Blut 31.
Leukozytose 32.
Levy, Herzarbeit 49.
Lezithin 20, 26, 28, 146.
Lichtempfindung, Anklingen derselben 362.
Lichtinduktion 367.
Lichtmischungen 364.
Lichtwirkung 344, 357, 362.
Liebermeister, phosphorhaltiges Proteid im Serum 35.
Likiernik, Herkunft des Harnstoffs 172.
Linse des Auges 350.
Linsen, Abbildung durch dieselben 344.
Linsenkern 283.
Lintner, Stärke 134.
Lintwarew, Aktivierung des Bauchspeichels 149.
Lipase des Magensaftes 141.

Lipase des Pankreas 150.
Listings Gesetz der Augenbewegungen 372.
Lobry de Bruyn, Umwandlung der Zucker 162.
Loeke, Ernährung des Herzens 52.
— Muskelernährung 226.
— Synapse 264.
Löb, Otolithen 328.
Löwi, Phosphorstoffwechsel 198.
Löwy, Eiweißansatz 193.
— Muskelzittern 202.
— sehädlicher Raum der Lunge 110.
Lokalisation der Liehtempfindungen368.
Lombard, Kniereflex 274.
— Reflexzeit 266.
Lotriehtung, Wahrnehmung derselben 325.
Loye, Diurese und Infusion 179.
Lueas, Alles oder Niehts-Gesetz 51.
— Leitung im Nerven 239.
— untermaximale Reize 249.
Luehsinger, Sehweißnerven 203.
Lueiani, Hungerzustand 185, 187.
— Kleinhirn 282.
Luekhardt, Lymphsalze 93.
Ludwig, Druekgefälle in Röhren 68.
— Gefäßzentrum 279.
— Harnabsonderung 175.
— Herzmuskel 56.
— Queeksilbermanometer 46.
— Speiehelabsonderung 132.
— Stromuhr 47.
Lüthje, Diabetes 168.
Luftkapseln zur Registrierung 76.
Luftsehwingungen 331.
Luftübertragung von Sehällen 333.
Luftwege, Flimmerbewegung 127.
Lunge, Befeuchtung der Atemluft 127.
— Druek in und außer derselben 120.
— Erwärmung der Atemluft 127.
— Gasdiffusion 112.
— Gassekretion 111, 112.
— Oxydationsprozesse in derselben 114.
— sehädlieher Raum 110.
Lungenatmung 109.
Lungenkapazität 119.
Lungenoberfläehe 110.
Lusk, Diabetes 168.
— Zuekerspaltung im Magen 141.
Lymphagoga 94.
Lymphbewegung 96.
Lymphbildung 94.
Lymphdrüsen 96.
Lymphe 91.
Lymphmenge 93.
Lymphserum 92.
Lymphe, Gasgehalt 112.
Lymphozyten 21.

M.

Maar, Einfluß der Nerven auf die Gassekretion der Lunge 112.
Mae Callum, J. B., Ban des Herzmuskels 56.
— W. G., Nebensehilddrüsen 166.
Maedonald, gekühlte Nerven 250.
Maefadyen, Darminhalt, Darmverdauung 152.
Maeh, Beselileunigungsempfindung 325.
— Bogengänge 328.
Mae William, Gefäßmuskeln 84.
— Gefäßtonus 203.
— glatte Muskeln 180.
Mästung 190, 191.
Magen, ungleiehe Wirksamkeit der beiden Hälften 139.
Magenbewegungen 141.
Magendie, Nervenwurzeln 261.
Magendrüsen 141.
Magenfistel 137.
Magensaft 138.
— künstlieher 139.
Magenverdauung 137.
Magnus, Darmbewegungen 156.
— Gasdiffusion dureh die Lunge 112.
Mall, Darmgefäße 69.
— Darmkrypten 151.
— Durehlässigkeit der Leberkapillaren 94.
— Gallenwege der Leber 145.
— Gefäßverzweigung 69.
— Magendrüsen 141.
Malmström, zyklisehe Deformation des Muskels 209.
Maltase des Pankreas 151.
Maltose 134.
Manning, Wirkung des Darmsaftes152.
Manometer 46.
Marbe, Kinematograph 363.
Marey, refraktäre Periode 51.
— registrierender Tambour 76.
Marineseu, Atemzentrum 124, 278.
Markentwiekelung im Gehirn 290.
Martin, Ch., J. Sehlangengift und Blutgerinnung 40.
Masse, Erhaltung der, 2, 7.
Maximalreiz 249.
Mayer, S., kontraktile Zellen der Kapillaren 84.
Mazzoni, Nervenenden 312.
Meehanisehe Erregung 246.
Meißner, Nervenenden 312.
Meller, Lageempfindungen 324.
Meltzer, Sehluckbewegung 136.
v. Mering, Pankreasdiabetes 167.
— Zueker in der Pfortader 160.
Merkel, Nervenenden 312.
Methämoglobin 25.

Mett, Messung der verdauenden Kraft 138.
Metzner, Fermentkörner der Pankreaszellen 151.
— Speicheldrüsen 130.
Meves, Blutplättchen 39.
Meyer, H., Narkose 244.
— Lothar, Kohlenoxydhämoglobin 106.
— M., Unterscheidung von Tonhöhen 331, 339.
— O. B., Adrenalinwirkung 166.
— O. B., Gefäßmuskeln 84.
— O. B., Gefäßtonus 203.
Meynert, Hirnrinde 284.
Michaud, Eiweißminimum 196.
Michel, kristallisiertes Serumalbumin 34.
Michotte, Raumsinn 308.
Miescher, Hämoglobingehalt des Bluts 29.
— Hungerstoffwechsel des Lachses 187, 188.
Mikrokalorie 231.
Milch, Gerinnung durch den Magensaft 140.
Milchsäurebildung im Muskel 227.
Miller, Verzweigung der Lungengefäße 69.
Millons Reagens 15.
Minkowski, Bildung der Harnsäure 173.
— Pankreasdiabetes 167.
Mischung spektraler Lichter 364.
Mislawsky, Atmungszentrum 278.
Mittelhirn 278.
Mittelkapazität der Lunge 119.
Mittelpunkt, optischer 347.
Modus der Empfindung 294.
Moore, Cholesterin der Galle 146.
— Lösung der Fettsäuren in Galle 147, 158.
Morat, gefäßerweiternde Nerven 89.
Morawitz, Blutgehalt des Arms 78.
— Gerinnung des Blutes 40.
Moritz, Magenbewegungen 142.
Moscati, Muskelglykogen 226.
Mosen, Thrombozyten 21.
Mosso, A., Gliedervolum 78.
— Schluckbewegung 136.
Mott, Sensomobilität 277.
Müller, F., Bewegung des Darminhaltes 154.
— Eiweißansatz 193.
— Kalkausscheidung durch den Darm 154.
— G. E., Tastsinn, Gewichtsunterscheidung 323.
— Joh., Ernährung des Herzens 52.
— Joh., Magenverdauung 143.
Müller, Modus der Empfindung 294.
— Muskelernährung 226.
— Nervenwurzeln 261.
— L. R., Schmerzempfindung 309.
— M., Gefäßschatten 358.
Muhlberg, spinale Atmung 279.
Munk, I., Chylusfett 159.
— Lymphmenge 93.
— Resorption des Eiweiß 163.
— Resorption der Kohlehydrate 160.
Muskel, chemische Bestandteile 223.
— Extraktivstoffe 223, 226.
— Fettgehalt 223.
— natürliche Länge 207.
— Wassergehalt 228.
— Zwischenflüssigkeit 227.
Muskelarbeit 212.
— und Stoffwechsel 190.
— Wirkung auf Atmung 125.
Muskeldehnung 209.
Muskelelastizität 207.
Muskelenergie, Quelle derselben 235.
Muskelfibrin 224.
Muskelgewebe 206.
Muskelglykogen 226.
Muskelindikator 208.
Muskelkraft, absolute oder größte 217.
Muskeln, blasse und rote 206.
Muskeln des Ohres 335.
Muskelruhe und Stoffwechsel 195.
Muskelsaft 224.
Muskelsalze 227.
Muskelschwäche 282.
Muskelspindeln 324.
Muskelstarre durch Wärme 225.
Muskelstroma 224.
Muskeltätigkeit und Körpertemperatur 200.
Muskeltetanus 210.
Muskeltonus in der Kälte 202.
Muskelwulst, anodischer und kathodischer 251.
Muskelzuckung 211.
— unterstützte 219.
Muskelzuckungen, summierte 220.
Muzin des Speichels 130.
Myelinformen des Nervenmarks 237.
Myogen des Muskels 224.
Myogenfibrin des Muskels 224.
Myopie 355.
Myosin des Muskels 224.

N.

Nachbilder 362.
Nagano, Wirkung des Darmsaftes 152.
Nagel, chemischer Sinn 314.
— Dunkeladaptation 368.
— Falsettstimme 342.

Nagel, kompensatorische Augendrehungen 326.
— Miseligerüche 319.
Nahepunkt des Auges 353.
Nahrungsbedarf des Menschen 195.
Nahrungsmittel 194.
Nahrungsstoffe, anorganische 197.
Narkose 243.
Nase, Befeuchtung und Erwärmung der Atemluft 127.
Nasse, Salze des Serum 37.
— Wirkung der Kohlensäure auf das Blut 108.
Naunyn, Gallensteine 146.
— Sehmerzleitung 311.
Nebennierendrüsen 166.
Nebensehlag des Pulses 75.
Neneki, Ammoniak im Blute 163.
— Darmverdauung 152.
— Harnstoffbildung 172.
Nernst, Molekulargewicht 320.
Nerven, chemische Zusammensetzung 236.
— der Atemmuskeln 123.
— der Speicheldrüsen 131.
— trophische 277.
Nerveneinheiten 263.
Nervenenden der Haut 312.
Nervenleitung 237.
Nervenwurzeln 261.
Nervus accelerans 83.
— depressor 87, 280.
— erigens 88, 181.
— octavus 281.
— pelvicus 88. 181.
— splanchnicus 179.
— sympathicus 203.
— sympathicus, gefäßerweiternde Fasern 89.
— sympathicus, Gefäßnerven 85.
— sympathicus der Speicheldrüsen 132.
— sympathicus, Wirkung auf Herz 83.
— sympathicus, Wirkung auf Kopfgefäße 85, 88.
— vagus, Wirkung auf Herz 81.
— vestibularis 281.
Netzhaut 358.
Netzhautgrube 358.
Netzhauthorizont 371.
Netzhautströme 360.
Neumann, Purinkörper 173.
Neurokeratin 236.
Neuronen 263.
Nicolai, Leitung im Nerven 239.
Nierenarbeit 176.
Nierenzellen 178.
Nößke, Leukozyten 23, 32.
Nothwang, Wasserentziehung 197.
Nuklease der Gewebe 173.
— des Pankreas 151.
Nukleinbasen des Harns 173.
Nystagmatische Augenbewegungen 326.

O.

Oberfläche des Körpers, Einfluß auf Wärmeausgabe 6.
Öffnungserregung 253.
Öffnungsschlag 255.
Öffnungstetanus 250.
Öffnungszuckung 250.
Öhrwall, Gaswechsel des Herzens 51.
— Geschmack 318.
Ohrmuschel 334.
Ohrtrompete 335.
Oinuma, mechanische Erregung 246.
Oker-Blom, unpolarisierbare Elektroden 248.
Olfaktometer 321.
Oliver, Adrenalinwirkung 166.
Ophthalmometer 351.
Oppel, Speicheldrüsen des Mundes 130.
Optische Achse 344.
Optische Konstanten 350.
Optischer Mittelpunkt 347.
Optogramme der Netzhaut 360.
Organ, elektrisches 260.
Orientierung der Netzhäute 371.
Osmotischer Druck 176.
Ostrumoff, gefäßerweiternde Nerven 89.
Oswald, Thyreoglobulin 167.
Otolithen 327.
Overton, Änderungen des Wassergehalts 198.
— Durchlässigkeit der Zellen 20.
— fortschreitende Vergiftung 246.
— Kaliumsalze und Kalziumsalze 198.
— Muskelstruktur 228.
— Narkose 244.
— osmotische Eigenschaften der Zellen 20.
— Quellungswasser 91.
— Synapse 264.
— Wasserentziehung 243.
— Wasserresorption im Darm 164.
— Zellipoide 20, 244.
Owsjannikow, Gefäßzentrum 279.
— Rautenhirn 276.
Oxalatplasma 40.
Oxydation, der Hauptteil des Stoffwechsels 9.
Oxydationsprozesse in den Geweben 113.
— in den Lungen 114.
Oxyhämoglobin 23.
— fest und locker gebundener Sauerstoff 26.
— Kristalle 24.
— Lichtabsorption 25.
— Sauerstoffspannung desselben 104.

P.

Paeinisehe Körperehen 312, 324.
Page, Elektrokardiogramm 53.
— Erregungsleitung im Herzen 53.
Pagès, Gerinnung des Blutes 40.
Pankreasdiabetes 167.
Pankreasdiastase 151.
Pankreasfistel 147.
Pankreaslipase, aktiviert durch Galle 150.
Parker, Cholesterin der Galle 146.
Partialdruck eines Gases 99.
Paseueei, Stroma der Erythrozyten 28.
Patellarreflex 274.
Paulsen, Mechanik des Riechens 321.
Pawlow, Absonderung des Bauchspeichels 148.
— Aktivierung des Bauchspeichels 149.
— Aussehaltung der Vagi 126.
— Bedeutung der Genußmittel 199.
— Einfluß der Nahrung auf den Magensaft 138.
— Enterokinase 149.
— Magensaft 137.
— Pankreasfistel 147.
— Speichelabsonderung 133.
— Vaguslähmung 277.
Pembrey, Wärmeregulation 202.
Pendelbewegung des Darms 155.
Pendelschwingung 332.
Penzoldt, Geruchsehwellen 320.
Pepsin des Magensaftes 139.
Pepsinpepton 140.
Perilymphe 337.
Perimeter 369, 375.
Periostreflexe 274.
Peristaltik des Darms 155.
— des Ureters 179.
Petry, Salze des Blutes 37.
Pettenkofer, Respirationsapparat 115.
— Stickstoffgleichgewicht 193.
Petter, Sphygmograph 75.
Pfeffer, Chemotaxis 20.
— osmotischer Druck 19.
Pflüger, Diabetes 168.
— Elektrotonus 253.
— Kohlensäure des Blutes 108.
— Kohlenstoff im Eiweiß 184.
— Lösung der Fettsäuren in Galle 147, 158.
— Wärmeregulation 202.
— Zuckungsgesetz 250.
Pförtner des Magens, Tätigkeit desselben 143.
Phagozytose 22.
Phasen des Aktionsstroms 259.
Phasenverschiebung der Tonschwingungen 333.
Phosphatide 28, 237.
Pigmentwanderung im Auge 360.
Pike, Erregung des Atemzentrums 125.
Pineles, Sensomobilität 276.
Piper, Aktionsstrom 260.
— Leitung im Nerven 239.
Piqûre 178.
Plantarreflex 273.
Plasma des Blutes 16.
— des Muskels 224.
Plattners kristallisierte Galle 146.
Poiseuille, Quecksilbermanometer 46.
Polare Wirkung des elektrischen Reizes 252.
Polarisationsstrom 253.
Polyurie 178.
Porter, Atmungsinnervation 124.
— spinale Atmung 279.
Poulton, Erregung des Atemzentrums 125.
Prausnitz, Eiweißzersetzung im Hunger 185.
Pregl, Absonderung des Darmsaftes 151.
Prentiss, Otolithen 328.
Presbyakusis 331.
Presbyopie 354.
Preßsaft des Muskels 224.
Priestley, Erregung des Atemzentrums 125.
Primärstellung der Augen 371.
Primordialgebiete der Hirnrinde 290.
Projektion der Netzhautbilder 370.
Propriozeptive Bahnen 270.
Prosenzephalon 283.
Protagon 237.
Protagonist 267.
Prutz, Darmperistaltik 155.
Psychophysische Prozesse 293.
Ptyalin des Speichels 135.
Puls im Kreislaufschema 72.
Pulsreflexion 79.
Pulsverspätung 73.
Pulswelle, Geschwindigkeit derselben 76.
Pupille 361.
Purinkörper des Harns 173.
Pyramidenbahn 288.

Q.

Quecksilbermanometer 46.
Quecksilberpumpe 101.
Quellungswasser des Muskels 228.
Quincke, Eisenausscheidung durch den Darm 154.
Quinquaud, Blutmenge 41.

R.

Raddrehung der Augen 371.
Raneken, Körpertemperatur 200.

Raumschwelle des Tastsinns 305, 307.
Raumsinn der Haut 307.
— des Auges 368.
Raumwahrnehmung 324, 329.
Raumwerte, relative, des Auges 374.
Rautenhirn 275.
Reaktionszeit 266.
v. Reeklinghausen, Blutdruck 77.
Reduziertes Auge 352.
Reflex, ehemiseher 165.
Reflexe der rezeptorisehen Muskelnerven 324.
— des Nervus vagus 82.
— mensehliehe 273.
— ungeordnete 274.
Reflex von der Nase auf die Atmung 126.
Reflexausbreitung 271.
Reflexbewegung 267.
Reflexfelder 272.
Reflextonus 270.
Reflexversuch 264.
Reflexzeit 264.
Reflexzentren 276.
Refraktäre Periode 51, 240.
Refraktion des Auges 355.
Regenbogenhaut 361.
Regio olfactoria 322.
Regnault, Diehte der Gase 97.
— Respirationsapparat 115.
— Gaswechsel von Kaninehen 117.
Reibung, innere, des Blutes 67.
Reid, Resorption 162, 164.
Reiset, Respiration 115.
Reiz, adäquater 310.
Reize 294.
Reizhaare 302.
Reizleitungssystem 57.
Reservekraft des Herzens 80.
— des Muskels 219.
Resonatoren des Ohres 337.
Resorption 158.
Respirationsapparate 114.
Respirationsversuch 116.
Respiratoriseher Quotient 103, 117, 184.
Restluft 119.
Rethi, Luftstrom durch die Nase 321.
Rezeptorisehe Nerven 261.
Reziproke Erregungsleitung 241.
Reziproke Innervation der Atemmuskeln 124.
Reziprozität der reflektorisehen Innervation 90.
Rheoehord 247.
Ribbert, transplantierte Brustdrüse 168.
Richards, Gesehmaek 315.
Richtungsschwelle des Tastsinns 308.
Riechend Sehmecken 315.
Riechschärfe 322.
Riechsehleimhaut 322.
Riechsphäre 289.
Riehl, Respiratoriseher Quotient 184.
Rindenepilepsie 287.
Rindenfelder der afferenten Nerven 288.
— der efferenten Nerven 284.
Ringer, kalkfreie Lösungen 167, 243.
— Salzlösung für das Herz 52.
Ringerlösung 243.
Rippenbewegung bei der Atmung 122.
Roekwood, Lösung der Fettsäuren in Galle 147, 158.
Röhmann, Darmsaft 152.
Rollett, Geruch 322.
— Gesehmaek 294, 314, 318.
— laekfarbenes Blut 23.
Rollung des Auges 371.
Rosemann, Magensaft 138.
— Pförtner des Magens 143.
Rosenheim, Muskelernährung 226.
Rosenstein, Lymphmenge 93.
— Resorption 160, 163.
Rosenthal, Atmungszentrum 125, 278.
— spezifische Wärme 231.
Rotermund, Kapillardruck 77.
Rouget, kontraktile Zellen der Kapillaren 84.
Roy, Kontraktilität der Kapillaren 84.
Rubner, chemische Wärmeregulation 200.
— Energiebedarf 195.
— Energieverbrauch im Hunger 187.
— Fleischeiweiß 192.
— Hungerstoffwechsel 188.
— Kalorimeter 3, 12.
— Kohlenstoff im Eiweiß 184.
— mittlere Wärmewerte der Nahrungsstoffe 190.
— physikalische Wärmeregulation 191.
— spezifisch-dynamische Wirkung 194.
— Verbrennungswärme 10.
— Vertretungswerte der Nahrungsstoffe 189.
— Wärmeausgabe 5.
— Wärmeregulation 186.
— Wassergehalt der Nahrung 196.
— Zusammensetzung der Kost 196.
Rückenmark 261.
Ruffini, Nervenenden 312.
Russel, Zahl der Thrombozyten 32.

S.

Saehs, Lageempfindungen 324.
— Sehhügel 283.
Sahli, Hämoglobingehalt des Blutes 29.
— Infusion und Diurese 179.
— Reflexe 274.
Saitengalvanometer 54.
Saito, sogen. Dauerkontraktion 251.

Salkowski, Bildung des Harnstoffs 172.
Salvioli, Eiweißsynthese im Darm 163.
Salze der Nahrung 198.
— des Serum 35.
Salzer, Zapfen der Netzhaut 358.
Salziger Geschmack 315.
Samojloff, Demarkationsstrom 259.
Sanderson, siehe Burdon-Sanderson.
Sauerstoff des Blutes 104.
— Wärmewert desselben 118.
Sauerstoffbedarf, täglicher 197.
Sauerstoffkapazität des Blutes 104.
Sauerstoffspannung im Blute 105.
Saurer Geschmack 315.
Saxl, Muskelplasma 224.
— Totenstarre 225.
Schäfer, E. A., Adrenalinwirkung 166.
— Hemianopsie 289.
— K., Differenztöne 339.
— Geräuschwahrnehmung 341.
— hörbare Schwingungen 331.
— Schalleitung 334.
— Schwebungen 339.
Schallempfindungen 330.
Schallgeschwindigkeit 331, 336.
Schalleitung 334.
Schallwellen 331.
Schauder 296.
Schenck, Muskelindikator 208.
— Pupille 361.
Schierbeck, Bedingungen der Trypsinwirkung 150.
— Speichelwirkung 134.
Schiff, Dilatoren der Gefäße 88.
Schilddrüse 166.
Schlauchwellen 73.
Schleimstoff des Speichels 130, 133.
Schleuderkurve 216.
Schließungsschlag 255.
Schließungstetanus 249.
Schließungszuckung 249.
Schluckbewegung 135.
Schmecken, nasales 315.
Schmerzempfindung 309.
Schmerzpunkte 311.
Schmidt, Ad., Darmverdauung 152.
— Al., Blutgerinnung 39.
— C., Salze des Blutes 36.
— Wassergehalt der Blutkörper 17.
Schmidt-Mühlheim, Darmverdauung 153.
— Resorption des Eiweiß 163.
Schmiedeberg, Hippursäure 174.
Schnecke des Ohres 337.
Schöndorff, Muskelglykogen 226.
— Traubenzucker im Harn 170.
Schrader, enthirnte Tiere 284.
v. Schröder, Bildung der Harnsäure 173.
— Bildung des Harnstoffs 173.
Schütz, Aktivierung der Pankreaslipase 150.
— Magenbewegungen 142.
Schultze, M., Dämmerungssehen 368.
— O., Wärmestich 205.
Schultzen, Harnstoffbildung 172.
Schulz, F. N., Globin 27.
Schulze, E., Herkunft des Harnstoffs 172.
Schumann, Tastsinn, Gewichtsunterscheidung 323.
Schur, Harnsäure 173.
Schutzstoffe des Serum 35.
Schwankung, negative des Demarkationsstromes 259.
Schwebungen 338.
Schwefelsäuren, aromatische 174.
Schweiß, Stickstoffgehalt 183.
Schweißabsonderung 203.
Schwellenreiz 249.
Schwellenwert des Lichtreizes 362.
Schwenkenbecher, Schweißabsonderung 203.
Schwere, Einfluß auf den Blutstrom 90.
Schwerkraft, Wirkung auf die Otolithen 328.
Schwindel 326.
Schwingungen tönender Körper 330.
Seemann, Aktionsströme des Lungenvagus 126.
— Darmsaft 152.
— Darmverdauung 153.
— Eiweißresorption 163.
Sehhügel 283.
Sehnenreflexe 270, 274.
Sehpurpur 359.
Sehrot 359.
Sehschärfe 369.
Sehsphäre 288.
Sekretin 148.
Sekretion, innere 165.
Sekretionsdruck des Speichels 132.
Sekundäre Erregung 242, 260.
Sekundenvolum des Blutstroms 47.
Selbststeuerung der Atmung 126.
Serum 16, 33.
— des Muskels 224.
— Eiweißquotient 34.
Serumalbumin 34.
Serumglobulin 33.
Sherrington, alternierende Innervation 271.
— ausgebreitete Reflexe 271.
— Bewegungsempfindungen 323.
— Extensor thrust 271.
— exterozeptive Bahnen 270.
— Gefäßnerven 85, 87.
— gemeinschaftliche Endstrecke 269.
— Hirnrinde 285.
— propriozeptive Bahnen 270.

Sherrington, rezeptorische Nerven der Muskeln 324.
— Schmerzempfindung und Reflexe309.
— Sensomobilität 277.
— Spasmus 270.
— Spinale Gefäßzentra 87.
— Spinale Hemmung 267.
— Strychninwirkung 273.
— Synapsen 263.
— Tonus 270.
— Verbündete Reflexe 269.
Shock 270.
Sieber, Darmverdauung 152.
Siegfried, Kohlensäurebindung im Eiweiß 108.
— Phosphorfleischsäure 223.
— Pepsinpepton 140.
Siewert, Hämin 27.
Simultanschwelle des Tastsinns 308.
Sinnesflächen 294.
Sinnesorgane 294.
Sinnesphysiologie 293.
Sinusschwingung 332.
Sivén, Eiweißminimum 196.
Sjöquist, Magenverdauung 143.
Smirnow, Nervenenden 313.
Smith, Blutmenge 40.
— Kohlenoxydblut 106.
— Sauerstoffspannung im Blute 111.
Snyder, Leitung im Nerven 239.
— Temperatur und Herzschlag 52.
Sommer, G., Ausdehnungskoeffizient des Muskels 235.
— Temperaturempfindung 297.
Sondén, Respirationsapparat 115.
Spaltung, hydrolytische 134.
Spannungskurve 214.
Spasmus nach Enthirnung 270.
Spearman, Lagempfindungen 324.
— Raumsinn der Haut 307.
Speck, Respirationsapparat 114.
Speichel, physiologische Bedeutung desselben 133.
Speichelabsonderung 130.
Speicheldiastase 135.
Speicheldrüsen des Mundes 130.
Speichelferment 133.
Speichelmenge, tägliche 131.
Speichelnerven 131.
Speichelwirkung 134.
Spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe 194.
Spezifische Wärme 231.
Sphygmographie 75.
Sphygmomanometer 76.
Spinale Atmung 124.
Spiro, Gerinnung des Blutes 40.
Spirometrie 118.
Spitzenstoß des Herzens 62.
Splanchnicus 274.
Sprache 341.
Sprachstörungen 284, 292.
Stabkranz 283.
Stärke, Wirkung des Speichels auf dieselbe 134.
Stahl, Chemotaxis 22.
Starling, Absonderung des Bauchspeichels 148.
— Aktivierung des Bauchspeichels 149.
— Darmbewegungen 155.
— Harnabsonderung 176.
— Hormone für die Brustdrüse 168.
— Lymphbildung 93.
— Ureter 179.
Steapsin des Pankreas 150.
Steinach, Kontraktilität der Kapillaren 84.
— Spinalganglion 265.
Stensons Versuch 224.
Stereoskopie 375.
Sternberg, Geschmack 316.
Stewart, Erregung des Atemzentrums 125.
Stickstoff des Blutes 103.
— im Eiweiß 183.
Stickstoffgehalt des Muskels 223.
Stickstoffgleichgewicht 7, 192.
Stigler, Anklingen der Lichtempfindung 362.
Stimmbänder 341.
Stimme 341.
Stimmlage 341.
Stirling, Summation 266.
Stoffwechsel bei Muskelarbeit 190.
— bei Muskelruhe 195.
— bei Nahrungszufuhr 189.
— des Muskels 228.
— im Hunger 184.
Stoffwechselversuch 182.
Stolz, Adrenalin 166.
Straub, Wasserentziehung 197.
Streifenhügel 283.
— und Körpertemperatur 205.
Stricker, gefäßerweiternde Nerven 89.
— Kontraktilität der Kapillaren 84.
Strömungsarbeit 44.
Stroma der Erythrozyten 20. 23. 28.
— des Muskels 224.
Stromdichte 251.
Stromgeschwindigkeit 43.
— maximale und mittlere 66.
Stromrichtung, Einfluß auf Erregung 251.
Stromstöße 255.
Stromuhr 48.
v. Strümpell, Reflexe 274.
— Schmerzleitung 311.
Strychninwirkung 273.
Stumpf, Schmerzempfindung 309.
— Schwebungen 339.

Sudler, Muskeln der Gallenwege 144.
Süßer Geschmack 315.
Sukzessivschwelle des Raumsinns 308.
Sulze, refraktäre Periode 240.
Summation der Erregungen im Reflex 266.
— der Zuckungen 220.
Sympathikusreflexe 274.
Sympathische Nerven siehe Nervus sympathicus.
Synapsen 263.

T.

Tachypnoe 125.
Talwellen 74.
Tangentialfasern des Hirns 291.
Tappeiner, Atemstillstand 126.
— Gärung im Dickdarm 153.
— Vagusreflex auf Herz 82.
Tastpunkte 303.
Tasten, aktives und passives 322.
Tastsinn 305.
Taubstumme, deren Beschleunigungsempfindung 326.
Taurocholsäure 146.
Tawara, Reizleitungssystem 57.
Teichmannsche Kristalle 27.
Teildruck eines Gases 99.
Teiltöne eines Klanges 332.
Teilungskoeffizient 245.
Temperatur des Körpers 199.
— und Herzschlag 52, 80.
— Wirkung auf den Stoffwechsel 200.
Temperaturempfindung 296.
— paradoxe 298.
— perverse 298.
Temperaturkoeffizient derMuskelleitung 240.
Temperaturschmerz 299, 311.
Temperaturskalen 298.
Terminalgebiete der Hirnrinde 290.
Tengwall, Reflexe von Muskel auf die Gefäße 324.
Tetanische Erregung durch konstanten Strom 250, 252.
Tetanische Innervation der Atemmuskeln 124.
Tetanus der Atemmuskeln 124.
— des Muskels 210.
— sekundärer 260.
Tetanuskurve 220.
Tetanustoxin 273.
Thermosäulen 231.
Thierfelder, Zerebroside 237.
Thrombase 39.
Thrombin 39.
Thrombokinase 40.
Thrombozyten 21, 32.
Thunberg, Nervenenden 313.
— Sauerstoffzehrung des Muskels 229.
— Schmerzempfindung 310, 311.
— Temperaturempfindung 297.
Thyreoglobulin 167.
Tiefensehen 375.
Tigerstedt, Elektrotonus 254.
— Energiebedarf 190, 195.
— Hungerversuch 184.
— Latenzzeit 212.
— mechanische Erregung 246.
— Öffnungserregung 253.
— Respirationsapparat 115.
— Schließungstetanus 251.
— Sekundenvolum 48.
— Stromuhr 48.
Tissot, Reibung des Blutes 67.
Tobiesen, Spezifische Sauerstoffkapazität des Blutes 105, 113.
Tobler, Magenverdauung 143.
Töne 330.
Tonhöhe 331.
Tonstärke 331.
Tonus 270.
— der Lungenfasern des Vagus 126.
Totalkapazität der Lunge 119.
Totenstarre des Muskels 224.
Trägheitsmoment 214.
Trendelenburg, Tonus 270.
— Übergangsbündel 57.
Treppe des Muskels 221.
Trigeminus und Geruchsvermögen 322.
— und Geschmack 317.
Trigeminuslähmung 276.
Trommelfell 334.
Trophische Nerven 276.
Trypsin 149.
Trypsinogen 149.
Tschermak, Gehirn 283.
— Kontrast 367.
— Nervus depressor 87.
— Pyramidenbahn 288.
Tschiriew, Gasgehalt der Lymphe 112.
Tuba Eustachii 335.
Tubby, Wirkung des Darmsaftes 152.
Turner, trophische Nerven 277.

U.

Übergangsbündel, Herz 57.
Übertragungszeit des Reflexes 265.
Umber, Absonderung des Magensaftes 138.
Umstimmung der Temperaturnerven 301.
— des Nerven durch den Strom 253.
Umstimmungen des Schorgans 366.
Unlust 309.
Unpolarisierbare Elektroden 248.

Unterbrechungstöne 339.
Unterschiedsschwelle des Tastsinns 305.
Unterstützung des zuckenden Muskels 219.
Urano, Erregung durch Wasserentziehung 243.
— Muskelsaft 224.
— Muskelsalze 227.
Ureter 179, 240.
Urfarben 366, 367.

V.

Vagusfasern, afferente, aus der Lunge 126.
Vaguslähmung 277.
Vagustonus 83.
— afferenter, der Lungenfasern 126.
Vatersche Körperchen 312, 324.
Veillon, Hämoglobingehalt des Blutes 29.
Verdampfungswärme 4, 203.
Verdaulichkeit der Nahrung 195.
Verdauung 128.
— im Dünndarm 143.
Verbrennungswärme 10.
Verletzungsstrom 257.
Vernon, Erepsin 152.
Verschlußzeiten der Herzkammer 61.
Verstärkungsgebiete der Vokale 342.
Vertikale, Wahrnehmung derselben 325.
Vertretungswerte der Nahrungsstoffe 189.
Verworn, Otolithen 328.
— spinale Hemmung 268.
Verzweigung der Blutgefäße 69.
Vierhügel 282.
Vierordt, Hämoglobingehalt des Blutes 29.
— Lichtabsorption des Blutfarbstoffes 26.
— Spektrophotometer 29.
v. Vintschgau, Schmeckbecher 317.
Virtuelles Bild 348.
Visierebene siehe Blickebene.
Vitalkapazität der Lunge 119.
Vögtlin, Nebenschilddrüsen 166.
Voit, C., Fettbildung 192.
— Genußmittel 199.
— Glykogenbildung aus Lävulose 162.
— Hungerstoffwechsel 188.
— physikalische Wärmeregulation 191.
— Resorption von Eiweiß 162.
— Respirationsapparat 115.
— Stickstoffgehalt des Muskels 223.
— Stickstoffgleichgewicht 192.
— E., Fettbildung 192.
Voit, E., Kalkstoffwechsel 198.
— F., Glykogenbildung aus Lävulose 162.
— Kalkausscheidung durch den Darm 154.
— Verwertung der Kohlehydrate 160.
Vokale 342.
Volhard, Fettspaltung im Magen 141.
Volkmann, Wassergehalt des Körpers 91.
Volumgeschwindigkeit 42.
Volumpulse 77.
Vorderhirn 283.
Vorratsluft 119.

W.

Wärme, spezifische 231.
Wärmeausgabe, Messung derselben 3.
Wärmebildung im Muskel 231.
Wärmehaushalt 12, 199.
Wärmekapazität 231.
Wärmemenge, Messung derselben 3.
Wärmeregulation 280.
— chemische 186, 200.
— physikalische 191, 202.
Wärmestarre des Muskels 225.
Wärmestich 205.
Wärmewert des verbrauchten Sauerstoffs 118.
Wärmewerte, mittlere der Nahrungsstoffe 190.
Waller, Erregungsstadium der Narkose 243.
v. Walther, Fettresorption 160.
Ward, Summation 266.
Warmpunkte 297.
Warren, gefäßerweiternde Nerven 89.
— Kniereflex 274.
Wassergehalt der Blutkörper 17.
— des Körpers 91.
— der Nahrung 196.
Weber, E., Gefäßnerven 85, 87.
— Reziproke Innervation der Gefäße 91.
— E. H., Kreislaufschema 71.
— Raumsinn 307.
— Tastsinn 305, 322.
— Temperatur und Druckempfindung 301.
— Temperaturempfindung 298, 301.
— Zirkelversuch 307.
Webers Gesetz 306.
Weinland, Glykogenbildung aus Eiweiß 162.
— Laktase des Bauchspeichels 151.
— Resorption des Milchzuckers 160.
— Respiratorischer Quotient 184.
Weintraud, Harnsäurebildung 173.
Weiß, J., Harnsäurebildung 173.

Wellenlänge von Tönen 332, 336.
Wendepunkte 213.
Werigo, Kathodenwirkung 253.
Wertheimer, spinale Atmung 279.
Wien, M., Energie der Tonschwingungen 331.
v. Willebrand, Physikalische Wärmeregulation 203.
Winkelbeschleunigung, Wahrnehmung derselben 326.
Wirkungsgrad des Muskels 230.
Wöhler, Hippursäure 173.
Wolpert, physikalische Wärmeregulation 191.
Wooldridge, Gerinnung des Blutes 39.
— Stroma der Erythrozyten 20, 28.
Woolley, Leitung im Muskel 240.
Wurzeldurchschneidung 262.
Wurzeln des Rückenmarks 261.

Y.

Yoshii, Cortisches Organ 338.
Yoshimura, Herztemperatur 204.
Young, Dreifasertheorie 365.

Z.

Zähne, Wirkung derselben 129.
Zahnstein 131.
Zaleski, Ammoniak im Blute 163.
Zentrifugale Nerven 261.
Zentripetale Nerven 261.
Zerebroside 236.
Zirkelversuch Webers 307.
Zoth, Augenbewegungen 373.
Zuckerharnruhr 167, 280.
Zuckerstich 178, 280.
Zuckung des Herzmuskels 50.
— sekundäre 260.
Zuckungen siehe Muskelzuckungen.
Zuckungsgesetz 250.
Zuckungsreihe 221.
Zuntz, N., Alkaleszenz des Blutes 37
— Eiweißansatz 193.
— Erregung des Atemzentrums 125.
— Körpertemperatur 200.
— Kohlenoxydhämoglobin 106.
— Respirationsapparat 115.
— Stoffwechsel bei Muskeltätigkeit 229.
— Wärmeregulation 202.
— Wärmewert des Sauerstoffs 118.
— Wirkungsgrad 230, 234.
Zurückwerfung der Schlauchwellen 73.
— des Pulses 73, 79.
Zwaardemaker, Geruch 319.
— Geschmack 314.
— Olfaktometer 321.
Zweig, Schutz durch den Mundschleim 133.
Zwerchfell als Atemmuskel 121.
Zwischenrippenmuskeln 122.
Zwischenton 339.
Zyklische Deformation 208.
Zyklopenauge 371.

BIBL. of L
LONDIN.
UNIV.

Druck der Königl Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

Die Untersuchung des Pulses
und ihre Ergebnisse in gesunden und kranken Zuständen.

Von **Dr. M. von Frey,**

Professor der Physiologie und Vorstand des Physiologischen Instituts an der Universität Würzburg.

Mit zahlreichen in den Text gedruckten Holzschnitten.

In Leinwand gebunden Preis M. 7,—.

Lehrbuch der Herzkrankheiten. Von **James Mackenzie,** M. D., M. R. C. P. Autorisierte Übersetzung der zweiten englischen Auflage von Dr. F. Grote. Mit einem Vorwort von Wilhelm His. Mit 280 Textfiguren. 1910. Preis M 15,—, in Leinwand gebunden M. 17,—.

Mikroskopie und Chemie am Krankenbett. Für Studierende und Ärzte bearbeitet von Professor **Dr. Hermann Lenhartz,** Direktor des Eppendorfer Krankenhauses in Hamburg. Sechste, wesentlich umgearbeitete Auflage. Mit 92 Textfiguren, 4 Tafeln in Farbendruck und einem Bildnis des Verfassers. 1910. In Leinwand gebunden Preis M. 9.—.

Medizinisch-klinische Diagnostik. Lehrbuch der Untersuchungsmethoden innerer Krankheiten für Studierende und Ärzte. Von Prof. **Dr. F. Wesener,** Oberarzt des Städtischen Elisabeth-Krankenhauses zu Aachen. Mit röntgendiagnostischen Beiträgen von Dr. Sträter in Aachen, sowie Textabbildungen und 21 farbigen Tafeln. Zweite, umgearbeitete und vermehrte Auflage. 1907. In Leinwand gebunden Preis M. 18,—.

Lehrbuch der Geburtshilfe. Von **Dr. Max Runge,** Geh. Medizinalrat, ordentl. Professor der Geburtshilfe und Gynäkologie, Direktor der Universitäts-Frauenklinik zu Göttingen. Achte Auflage. Mit 236, darunter zahlreichen mehrfarbigen Abbildungen im Text. 1909.

In Leinwand gebunden Preis M. 15,—.

Lehrbuch der Gynäkologie. Von **Dr. Max Runge,** Geh. Medizinalrat, ord. Professor der Geburtshilfe und Gynäkologie, Direktor der Universitäts-Frauenklinik zu Göttingen. Vierte Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. R. Birnbaum. Privatdozent an der Universität Göttingen. Mit 211, darunter zahlreichen mehrfarbigen Abbildungen im Text. 1910.

In Leinwand gebunden Preis M. 14,—.

Einführung in die moderne Kinderheilkunde. Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte. Von **Dr. B. Salge,** Professor der Kinderheilkunde in Freiburg i. B. Zweite, vermehrte Auflage. Mit 15 Textfiguren. 1910.

In Leinwand gebunden Preis M. 9,—.

Praktische Kinderheilkunde in 36 Vorlesungen für Studierende und Ärzte. Von Professor **Dr. Max Kassowitz** in Wien. Mit 44 Abbildungen im Text und auf einer farbigen Tafel. 1910.

Preis M. 18,—; in Leinwand gebunden M. 20,—.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung.

Lehrbuch der Nervenkrankheiten. Unter Mitarbeit hervorragender Fachgenossen herausgegeben von **Dr. Hans Curschmann**, Dirigierendem Arzt der Inneren Abteilung des St. Rochus-Hospitals in Mainz. Mit 289 in den Text gedruckten Abbildungen. 1909. In Leinwand gebunden Preis M. 24,—.

Klinik und Atlas der chronischen Krankheiten des Zentralnervensystems. Von Professor **Dr. August Knoblauch**, Direktor des Städt. Siechenhauses zu Frankfurt a. M. Mit 350 zum Teil mehrfarbigen Textfiguren. 1909. In Leinwand gebunden Preis M. 28,—.

Die Krankheiten der oberen Luftwege. Aus der Praxis für die Praxis. Von Professor **Dr. Moritz Schmidt.** Vierte, umgearbeitete Auflage von Professor **Dr. Edmund Meyer** in Berlin. Mit 180 Textfiguren, 1 Heliogravüre und 5 Tafeln in Farbendruck. 1909.
In Leinwand gebunden Preis M. 22,—.

Die Praxis der Hydrotherapie und verwandter Heilmethoden. Ein Lehrbuch für Ärzte und Studierende. Von **Dr. A. Laqueur**, Leitender Arzt der hydrotherapeut. Anstalt am Rudolf-Virchow-Krankenhaus zu Berlin. Mit 57 Textfiguren. 1910. Preis M. 8,—; geb. M. 9,—.

Kosmetik. Ein Leitfaden für praktische Ärzte. Von Sanitätsrat **Dr. Edmund Saalfeld.** Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 15 Textfiguren. 1909.
In Leinwand gebunden Preis M. 3,60.

Leitfaden der Therapie der inneren Krankheiten mit besonderer Berücksichtigung der therapeutischen Begründung und Technik. Ein Handbuch für praktische Ärzte und Studierende von **Dr. J. Lipowski.** Zweite, verbesserte und vermehrte Auflage. 1904.
In Leinwand gebunden Preis M. 4,—.

Die neueren Arzneimittel in der ärztlichen Praxis. Wirkungen und Nebenwirkungen, Indikationen und Dosierung. Von **Dr. A. Skutetzky.** Mit einem Geleitwort von Professor Dr. J. Nevinny. 1908.
Preis M. 7,—; in Leinwand gebunden M. 8,—.

Kochlehrbuch und praktisches Kochbuch für Ärzte, Hygieniker, Hausfrauen, Kochschulen. Von Professor **Dr. Chr. Jürgensen** in Kopenhagen. Mit 31 Figuren auf Tafeln. 1910.
Preis M. 8,—; in Leinwand gebunden M. 9,—.

Biologie des Menschen. Aus den wissenschaftlichen Ergebnissen der Medizin für weitere Kreise dargestellt. Bearbeitet von Dr. Leo Hess, Prof. Dr. Heinrich Joseph, Dr. Albert Müller, Dr. Karl Rudinger, Dr. Paul Saxl, Dr. Max Schacherl. Herausgegeben von **Dr. Paul Saxl** und **Dr. Karl Rudinger.** Mit 62 Textfiguren. 1910.
Preis M. 8,—; in Leinwand gebunden M. 9,40.